Über die Larve und die Entwicklung des Männchens der Bonellia fuliginosa Rol.

Inaugural-Dissertation

der Philosophischen Fakultät II

der Universität Bern

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Franz Michel

von Unterseen

Von der Philosophischen Fakultät II auf Antrag des Herrn Professor Baltzer angenommen.

Bern den 4. Juli 1929. Der Dekan: H. Greinacher

FRANCESCO GIANNINI & FIGLI - TIPOGRAFI IN NAPOLI

1930

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549620_0057

Über die Larve und die Entwicklung des Männchens der Bonellia fuliginosa Rol.

Inaugural-Dissertation

der Philosophischen Fakultät II

der Universität Bern

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Franz Michel

von Unterseen

Von der Philosophischen Fakultät II auf Antrag des Herrn Professor Baltzer angenommen.

Bern, den 4. Juli 1929. Der Dekan: H. Greinacher

FRANCESCO GIANNINI & FIGLI - TIPOGRAFI IN NAPOLI

1930

Abdruck aus
" Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli „
Vol. X, Fasc. 1. 1930.

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Über die Larve und die Entwicklung des Männchens der Bonellia fuliginosa Rol.

Von FRANZ MICHEL
Zoologisches Institut der Universität Bern.

(Mit 30 Abbildungen im Text)

INHALTSVERZEICHNIS.

1. Vorbemerkung . . . . . S. 1
2. Literaturübersicht . . . . . » 2
3. Material und Untersuchungsmethoden . . . . . » 5
4. Allgemeine Beschreibung der Larvenstadien . . . . . » 6
5. Einige Zeitangaben über die Dauer der Entwicklung . . . . . » 14
6. Der Bauchsaugnapf . . . . . » 15
7. Die Entwicklung der Borsten . . . . . » 20
8. Die Entwicklung des Nervensystems . . . . . » 25
9. Die Samenschlauchentwicklung . . . . . » 27
10. Die Beziehungen der festsitzenden Larve zur weiblichen Unterlage . . . » 32
11. Die Differenzierung zu männlichen Organen . . . . . » 37
12. Vergleichend anatomische und phylogenetische Betrachtungen . . . . » 40
13. Zusammenfassung . . . . . » 42
14. Literaturverzeichnis . . . . . » 43
15. Verzeichnis der gebrauchten Abkürzungen . . . . . » 45

Vorbemerkung.

Seit den Beobachtungen, die Baltzer 1912 über die Entwicklung des Männchens von Bonellia fuliginosa mitgeteilt hat, ist darüber nichts Neues bekannt geworden. Da seither durch mehrere Arbeiten dieses Autors über die Entwicklung und Geschlechtsbestimmung von *Bonellia viridis* das *Bonellia*-Problem immer grösseres Interesse gefunden und zu verschiedenen theoretischen Deutungen Anlass gegeben hat [1], ist auch eine genauere Kenntnis der Entwicklung des *Fuliginosa*-Männchens wünschenswert geworden.

Die vorliegende Arbeit, zu der ich durch Herrn Prof. Baltzer angeregt wurde, führte ich in den Jahren 1926-1929 im bernischen Zoologischen Institut aus.

Ich möchte meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. F. Baltzer, meinen

[1] Neben den Arbeiten von F. Baltzer (1914, 1925, zusammenfassend 1928) sind die von R. Goldschmidt (1920 und 1926) sowie von J. Seiler (1927) und von C. Herbst (1928) zu erwähnen.

herzlichsten Dank aussprechen für das Material, das er mir zur Bearbeitung zur Verfügung stellte und für die wertvolle Unterstützung, die er mir während der ganzen Dauer der Arbeit zuteil werden liess. Herrn Prof. F. Baumann und besonders Herrn Dr. G. Fankhauser bin ich für mannigfache Anregungen ebenfalls sehr dankbar.

Literaturübersicht.

Die Kenntnisse über den Bau und die Entwicklung von *Bonellia* wurden, erschwert durch den beträchtlichen Geschlechtsdimorphismus, nur langsam gesammelt. Das Zwergmännchen im besondern ist erst spät erkannt worden und dessen Entwicklung ist längere Zeit nur für die verbreitete Art *B. viridis* beschrieben geblieben.

Als Schmarda 1852 die Organisation der *Bonellia* schilderte, glaubte er, der Trichter des Eibehälters sei ein Hoden; (den Eibehälter selbst hielt er für das Ovar). Damit wurde das Tier zum Zwitter gestempelt und daher war für diesen Forscher kein Bedürfnis vorhanden, nach dem noch unbekannten Männchen zu suchen.

Die Lage änderte sich, als Lacaze-Duthiers 1858 [1]) den vermeintlichen Hoden richtig als Uterustrichter erkannte. Alle von ihm untersuchten Bonellien erwiesen sich daher als Weibchen. Aber auch ihm sind die Männchen unbekannt geblieben, obschon ihm diese kleinen Würmchen als Schmarotzer in den Weibchen aufgefallen waren.

Zehn Jahre später konnte Kowalevsky den wahren Sachverhalt erkennen. Er beobachtete, dass diese planarienähnlichen Schmarotzer durchwegs Männchen sind und behauptete, diese Zwerge seien die männlichen Partner der *Bonellia*. Der Bau dieser männlichen Tiere wird von ihm folgendermassen beschrieben: Der längliche Körper ist mit einem Wimperepithel bedeckt. Darunter liegt eine Längsmuskelschicht und eine körnige Zellage mit unregelmässig verteilten Kernen (heute als Mesoderm bezeichnet), die die ziemlich geräumige Leibeshöhle umschliesst. Der Darmkanal besitzt nach seiner Beschreibung eine Mundöffnung, aber keinen After. In der Leibeshöhle findet sich, neben flottierenden Samenballen verschiedener Reife, der schlauchförmige Samenbehälter mit einer trichterartigen, wimpernden Öffnung an seinem Ende.

Catta und Marion 1875 konnten in ihren Vorbemerkungen zur französischen Übersetzung von Kowalevskys Aufsatz dessen Befunde bestätigen. Marion fand zudem bei einer kleinen « Varietät » der *Bonellia* (B. minor), aus dem Mittelmeere bei Marseille, die Männchen mit zwei Haken hinter der angeblichen Mundöffnung ausgerüstet. Er nimmt an,

[1]) S. 73-83.

dass diese Haken des Männchens den Bauchborsten des Weibchens homolog sind.

Dies ist die erste Erwähnung des Männchens von *Bonellia minor* in der Literatur. Diese Form stimmt mit *Bonellia fuliginosa* des Golfes von Neapel sehr weitgehend überein. Wenn man eine Identität der beiden Arten annimmt, so wäre hiemit auch das Fuliginosamännchen zum ersten Male erwähnt.

Vejdovsky veröffentlichte 1877 seine Beobachtungen über *Bonellia viridis*. Er ergänzte die Kenntnisse über die männliche Organisation durch die Beschreibung des Bauchmarks. Greeff 1877 verneint die Identität der planarienähnlichen Schmarotzer des Weibchens mit den Männchen der *Bonellia*, da sie zu wenig bewiesen sei. Die Arbeit von Selenka 1878 stellt für das Bonelliamännchen *(B. viridis)* eine Mundöffnung in Abrede. Es werden zwei hintereinander liegende untere Schlundganglien und ein weiter Schlundring, sowie vorn im hintern Körperdrittel ein Paar Segmentalorgane mit wimperndem Lumen (= Metanephridien) beschrieben.

Durch Spengel wurde 1879 in einer klassischen Arbeit die strittige Frage um das Bonelliamännchen klar entschieden. Er konnte die Entwicklung des Viridis-Männchens wie auch des Weibchens aus der indifferenten Larve beschreiben. Als erster konnte dieser Forscher das Festsitzen der Larven auf dem Rüssel des Weibchens beobachten und die darauffolgenden Umwandlungen zum Männchen schildern: Das Vorder- und nach seiner Meinung auch das Hinterende der Larve wird rückgebildet und die Bildung von Mund und After unterdrückt. Er spricht die Vermutung aus, dass bei der Bildung des Samenschlauchs ein Gewebestück beteiligt sei, das beim Weibchen Vorderdarm wird. Nach dem Entstehen von blasigen Mesodermzellen setzt die Spermatogenese ein.

In dieser Arbeit wird auch zum ersten Mal die Larve von *Bonellia fuliginosa* erwähnt und kurz beschrieben [1]). Im Ganzen schien sie dem Verfasser nicht von den Larven von *B. viridis* abzuweichen. Er sah vom Nervensystem den weiten Schlundring und den Bauchstrang. Ferner glaubte er Anlagen von Segmentalorganen oder von Haken erkennen zu können. Der Saugnapf wird als rein epidermales unbewimpertes Gebilde mit zentralen langgestreckten Drüsen beschrieben.

In einem Weibchen gleicher Herkunft (Secca di Benda Palummo, Neapler Golf) fand Spengel ein Männchen, das wie die von Marion beschriebene Form Haken besass. Beim Vergleichen der Organisation der beiden Geschlechter spricht der Verfasser wie Marion die Vermutung aus, dass die Haken bei Männchen und Weibchen der kleinen Form einander homolog seien.

[1]) S. 386.

Zusammenfassend bezeichnet Spengel das Männchen von *B. viridis* als eine Gephyree mit allen Organisationsverhältnissen einer solchen. Es ist im Vergleich zum Weibchen auf dem Larvenzustand stehen geblieben. Nur in der Samenbildung und der Ausbildung des Samenschlauches ist ein Entwicklungsfortschritt zu erkennen. Die Rückbildung der Wimperschnüre und Augenflecke der Larve scheint dem Verfasser durch die parasitische Lebensweise genügend erklärt [1]).

Rietsch 1886 gibt eine ausführliche Beschreibung der weiblichen Organisation von *B. minor* Marion. Das Material stammt wie das von Marion aus dem Mittelmeer bei Marseille. Das Männchen wird nach zwei Exemplaren , die lebend beobachtet wurden , beschrieben. Der Verfasser kann nicht alle bereits bekannten Organe finden. Auffallend ist die Wiedergabe einer dorsalen Ringelung der hintern Körperhälfte (ca. 18 « Segmente ») [2]) , was wohl auf eine Überschätzung unregelmässiger Runzeln des Hautmuskelschlauches zurückzuführen ist. Ferner werden an Hand der Beobachtungen seiner Zuchten Angaben über die Entwicklung von B. minor gemacht. Da den Larven keine Weibchen zum Festsetzen zur Verfügung standen und somit keine typische parasitär-männliche Entwicklung stattfinden konnte , sind die angegebenen Zeiten für die männliche Entwicklung stark verzerrt. Für die Entwicklung vom Ei bis zur indifferenten Larve sollen seine Angaben weiter unten noch berücksichtigt werden.

In einer Arbeit von Baltzer aus dem Jahre 1912 , der ersten der Publikationsreihe dieses Verfassers über *Bonellia*, werden sowohl für das Männchen von *B. viridis* wie für das von *B. fuliginosa* neue Tatsachen bekannt gegeben. Während das Fuliginosamännchen zwei Metanephridienpaare besitzt , die am lebenden Tier flimmernd beobachtet werden konnten, kommt beim Viridismännchen nur ein Paar zur Ausbildung.

Die Haken des Fuliginosamännchens werden, wie Marion und Spengel schon vermuteten , auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen als den Bauchborsten des Weibchens homolog erkannt. Die Entwicklung des Samenschlauches beim Viridismännchen lässt die Homologie dieses Organs mit dem Vorderdarm des Weibchens, die Spengel schon 1879 vermutete, ziemlich sicher erscheinen.

Die schwärmenden Larven von *B. fuliginosa* setzen sich zum Unterschied von *B. viridis* an der Körperwand des Weibchens fest und werden teilweise durch Hautwülste umschlossen [3]). Die Entwicklung zum Männchen beansprucht nach Baltzer annähernd einen Monat.

---

[1]) S. 415.
[2]) S. 480 ; Taf. XX, Fig. 89.
[3]) S. 258 u. Fig. 10.

Von den folgenden Arbeiten Baltzers betrifft diejenige von 1914 hauptsächlich die Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia* und diejenige von 1925 ausserdem auch die Entwicklung des Samenschlauchs und seine Homologie mit dem Vorderdarm des Weibchens. Die beiden Arbeiten werden in den betreffenden Abschnitten herangezogen werden.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material zur vorliegenden Arbeit wurde durch Herrn Prof. Baltzer an der Zoologischen Station zu Neapel in den Jahren 1911 und 1912 gesammelt. Die weiblichen Tiere, von denen die Eiballen stammten, wurden im Golf von Salerno bei den Isole I Galli gefischt und wurden zur Eiablage in Aquarien gehalten. Nach Lo Bianco [1]) wurden sie als zur Spezies *B. fuliginosa* gehörend bestimmt. Inwiefern die Arten *B. minor* Marion aus Marseille und *B. fuliginosa* Rolando übereinstimmen und eventuell eine Art darstellen, bleibt noch zu untersuchen.

Von dem freischwimmenden Larvenmaterial ein und desselben Geleges wurden in bestimmten Zeitabständen, meist jeden Tag einmal, einige Tiere fixiert. So entstanden Reihen aus verschiedenen Entwicklungsstadien. Für die männlichen Entwicklungsstufen, die sich am Körper von weiblichen Bonellien entwickeln (Spengel 1879), wurde wie folgt verfahren. Zu erwachsenen Weibchen wurden zu verschiedenen Malen Larven des gleichen Geleges zugegeben, so dass sich beim Fixieren des weiblichen Tieres auf diesem verschieden lange festsitzende Larven fanden. Es war anzunehmen, dass diese dann auch verschieden stark vermännlicht waren.

Als Fixiermittel dienten Gemische nach Zenker, Boveri (Pikrin - Essigsäure) und Meves (Chrom - Osmiumsäure); letzteres hat sich nicht bewährt.

Ich untersuchte die Tiere meist zuerst am Totalpräparat in Nelkenöl, nachdem sie mit Boraxkarmin nach Grenacher gefärbt worden waren. Zum Einbetten in Paraffin orientierte ich die kleinen Larven vorher nach der Methode von Yatsu 1904 auf einem Stückchen Ulva (Alge *Ulva lactuca*).

Geschnitten wurde 15, 10 oder 8 μ dick.

Zur Färbung der Schnitte verwendete ich Hämalaun nach Mayer, welches manchmal durch Eosin ergänzt wurde.

Leider ist das Material durch das lange Liegen in Alkohol hart und schlecht färbbar geworden [2]), so dass die Präparate nicht immer nach Wunsch ausgefallen sind. Dadurch ist die Untersuchung erschwert worden.

Die verschiedenen Larvenstadien werden zunächst in den allgemeinen Zügen beschrieben und dann wird die Entwicklung einzelner interessanter Organe noch genauer geschildert.

1) 1909; S. 571.

2) Versuche mit Gallocyanin nach Becher waren erfolglos.

Allgemeine Beschreibung der Larvenstadien.

Die Übersichtsbilder der verschiedenen Stadien, auf die im Laufe der Beschreibung immer wieder verwiesen wird, entstanden durch Rekonstruktion von Schnittserien. Sie sind etwas schematisiert worden.

1. Jüngere indifferente Larve.

Eine Larve von dieser Entwicklungsstufe ist in Abb. 1 dargestellt. Sie ist ungefähr acht Tage alt und rotierte im Leben vermöge ihres Cilienkleides und der Wimperschnüre in der kugeligen Gallerthülle, in welcher sie noch stak. Der Körper ist eiförmig bis kugelig und ist dorsoventral etwas zusammengedrückt.

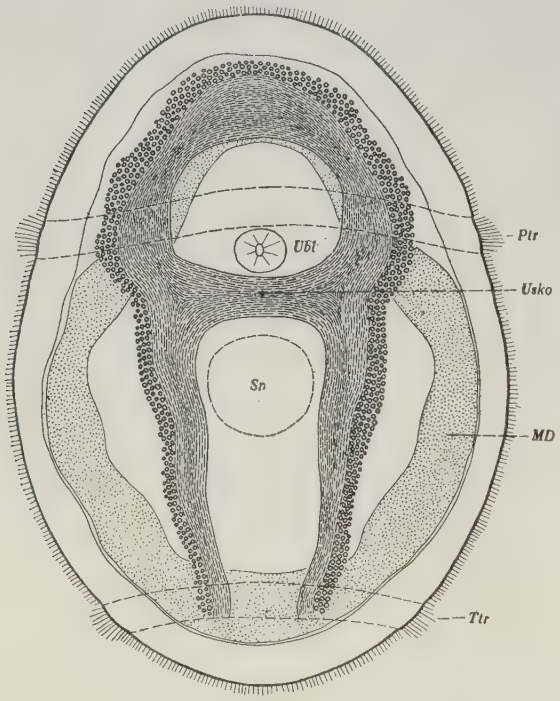

Abb. 1. — Ventralansicht einer ungefähr 8 Tage alten indifferenten Larve. Rekonstruktion aus Querschnittserie, etwas schematisiert. Vergr. ca. 440.
MD = Mitteldarmwand, Ptr. = Prototroch, Sn = Saugnapf, Ttr = Telotroch, Ubl = Urmundbläschen, Usko = Unterschlundkommissur.

Der vordere Wimperkranz (Ptr) biegt ventral ein wenig nach vorne aus und grenzt das vordere Körperdrittel (= Prostomium; Pst in Abb. 2) nach hinten ab. Der hintere Wimperkranz (Ttr), der später als der vordere ausgebildet worden ist, liegt zu diesem parallel am verschmälerten Hinterende und ist daher viel enger als der vordere. Die Wimpern der Kränze sind wesentlich länger als die des Wimperkleides. Zwischen den Wimperkränzen findet sich ventral ein eirunder nackter Bezirk (Sn).

Die Epidermis (vergl. Abb. 9 Ep.) besteht aus einer Schicht von stark vakuolisierten Zellen. Meist ist eine grosse Vakuole zu erkennen, durch die das Plasma an die Wände verdrängt wird ; sie enthält wahrscheinlich das grüne Pigment der Larven. Die Wimperkranzzellen und die Zellen des ventralen cilienfreien Bezirkes enthalten, wie schon Spengel

1879 [1]) beobachtete, kein Pigment und sind nicht so vakuolig (Abb. 21). Das ventrale nackte Feld ist die Gegend des sich bildenden Saugnapfes [2]). Die Epidermis ist hier schon deutlich mächtiger als in der Umgebung.

Vom Nervensystem fällt der grosse Schlundring auf, der im Vorderabschnitt liegt (Srg) und in seinem hinteren Teil offenbar erst geschlossen worden ist (vergl. S. 26). Nach hinten gehen vom Schlundring zwei symmetrisch liegende ventrale Nervenstränge aus. Sie reichen bis ins Hinterende.

Der Darm (MD) ist blindgeschlossen. Die Herkunft des Darminhaltes aus vier dotterhaltigen Zellen ist noch zu erkennen, da die abgrenzenden Wände dieser grossen Zellen noch erhalten sind (in Abb. 1 nicht gezeichnet). Ventral innerhalb des Schlundringes und zwar nahe an dessen hinterem Teile (der Unterschlundkommissur, Usko) liegt das Urmundbläschen (Ubl), d. i. die Anlage des Vorderdarmes. Ausserdem liegt dieses Bläschen, wie bei der Annelidenlarve der Mund, dicht hinter dem vorderen Wimperkranz, den man nach dieser Lage als präoralen Wimperkranz bezeichnen kann. Damit wird der Larvenkörper in einen präoralen Abschnitt, das Prostomium (Abb. 2 Pst) und einen postoralen Teil, den Rumpf eingeteilt.

Protonephridien sind keine zu erkennen. Auch am lebenden Tiere konnten auf dieser Stufe der Entwicklung keine wahrgenommen werden, wie das Protokoll von Baltzer aussagt.

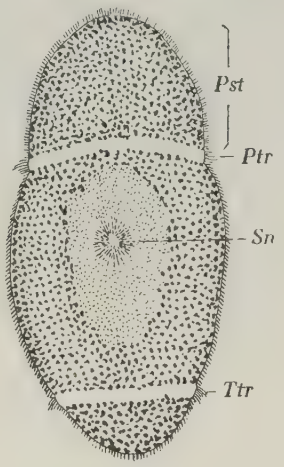

Abb. 2. — Ventralansicht einer ungefähr 12 Tage alten indifferenten Larve, durch Baltzer nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Sie zeigt die Verteilung des Pigmentes. Vergr. 270.

2. Ältere indifferente Larve mit Borsten.

Die Larve, wie sie im vorhergehenden Abschnitt dargestellt wurde, ist so weit entwickelt, dass sie aus der Gallerthülle schlüpfen kann. Von einem solchen ungefähr 12 Tage alten ausgeschlüpften Tier gibt Abb. 2 ein von der Bauchseite gesehenes Habitusbild [3]). Der Körper hat sich etwas in die Länge gestreckt, die Lage der beiden Wimperkränze (Ptr u.

1) S. 380; Taf. X, Fig. 1 und 2.

2) Spengel 1879 S. 386; Taf. X, Fig. 10 und 11.

3) Durch Herrn Prof. Baltzer nach dem lebenden Objekt gezeichnet; siehe auch Spengel 1879 Taf. X, Fig. 10 u. 11.

Ttr.) ist gleich geblieben. Die Pigmentverteilung und die Lage des Bauchsaugnapfes (Sn) ist dargestellt. Auch bei diesem Stadium waren noch keine Nephridien festzustellen (Protokoll Baltzer).

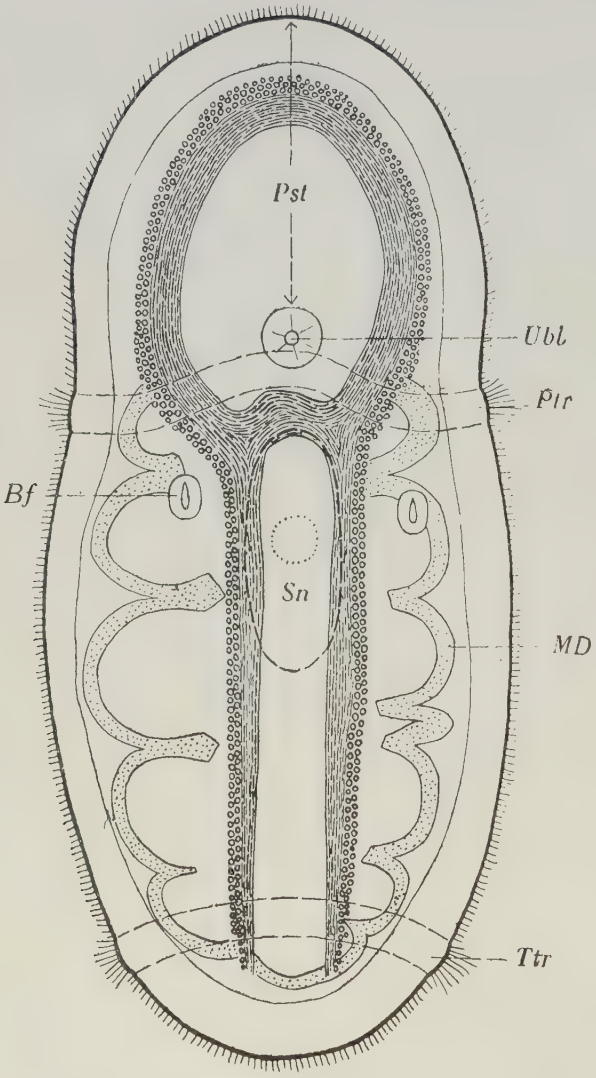

Abb. 3. — Ventralansicht einer ungefähr 14 Tage alten indifferenten Larve. Rekonstruktion aus Sagittalschnittserie, etwas schematisiert. Vergr. 440. Bf. = Borstenfollikel mit kleiner Borste, Pst = Prostomium; übrige Bezeichnungen wie bei Abb. 1.

Eine ungefähr vierzehn Tage alte Larve sieht äusserlich wie die eben erwähnte jüngere aus. Ihre Rekonstruktion ist in Abb. 3 gezeichnet. In der Mitte der Bauchfläche liegt als vorgewölbter Kegel in einer medianen Furche der nun vergrösserte und fertig ausgebildete Bauchsaugnapf (Sn.), mit dem das Tier sich festsaugen kann. Diese Bauchfläche ist reich mit Drüsen versehen. In der Nachbarschaft des Saugnapfes sind sie radiär um diesen herum gestellt.

Auf gleicher Höhe wie der Saugnapf liegen jetzt symmetrisch angeordnet die beiden Borstenfollikel (Bf), die der jungen indifferenten Larve noch fehlten. In ihnen befinden sich schon kleine kegelförmige Borstenspitzen.

Die ventralen Längsnerven sind näher aneinander gerückt und reichen weiter nach hinten.

Der etwas langgestreckte Darm (MD) wird durch dorsoventral ziehende Muskelfasern seitlich eingeschnürt und erhält dadurch manchmal eine metamere Unterteilung. Die Einschnürungen sind jedoch nicht so regelmässig angeordnet, dass man auf eine typisch segmentale Anordnung schliessen könnte. Die Fasern gehen in die Muskulatur der Körper-

wand über, die wie der Hautmuskelschlauch der Anneliden aus einer äusseren Ring- und einer inneren Längsmuskellage besteht. Eine Schrägmuskelschicht, wie sie Baltzer 1917 [1]) im Rumpfteil der Echiuruslarve beschreibt, besteht hier nicht.

Aus dem Vergleich der Fig. 1 u. 3 geht hervor, dass die indifferenten Larven, die sich äusserlich nicht verändern, in der innern Organisation eine Weiterentwicklung durchmachen.

3. Festsitzende Larven.

Indifferente Larven von der Entwicklungsstufe wie die eben beschriebene, können sich an ein Weibchen festsetzen. Dann setzen die im folgenden beschriebenen Änderungen zum Männchen innerhalb einer Woche ein.

Die Wimperkränze und der Saugnapf werden rückgebildet. Die Larven werden zum Teil stark durch Hautfalten (H F.) des Weibchens umwallt; Abb. 4.

Abb. 4. — Männliche Larve durch die Haut des Weibchens umwallt. Nach Aquarell V. Serino. HF=Hautfalten. Vergr. ca. 130.

Neben diesen Rückbildungserscheinungen setzt eine fortschreitende männliche Differenzierung ein. Die ursprünglich geraden Borsten werden männlich hakenförmig abgekrümmt und erhalten lange Schaftteile. Die Hinterenden der beiden Follikel nähern sich einander, so dass eine Gabelstellung der beiden Borstenschäfte zustande kommt.

Ungefähr zur gleichen Zeit beginnt das Prostomium kürzer zu werden. Damit kommt es auch zu einer Verschiebung und Formveränderung der im Prostomium liegenden Organe. Der Schlundring (Srg) wird entsprechend enger; seine Durchmesser sind in Fig. 7 auf etwa ein Drittel bis ein Viertel der indifferenten Masse zurückgegangen. Auch das Urmundbläschen wird dem Vorderende genähert (Ubl in Abbn. 3, 6 und 7). In ähnlicher Weise rückt der Saugnapf (Sn) nach vorne; er ist als Muskelpolster noch längere Zeit in Schnitten erkennbar, in den Übersichtsbildern aber nicht mehr eingezeichnet. Ebenso verschieben sich die Borsten (B). Die sie bildenden Follikel lagen in der indifferenten Larve (Fig. 3) noch nahe der Mitte des ganzen Tieres. Sie liegen beim Tier

[1]) S. 129, Fig. 74.

der Fig. 6 schon im vordersten Viertel und in dem der Fig. 8 liegen die Austrittsstellen der Borsten dicht hinter dem Vorderrand.

Ausser diesen Verschiebungen nach vorn kommt es jedoch auch zu

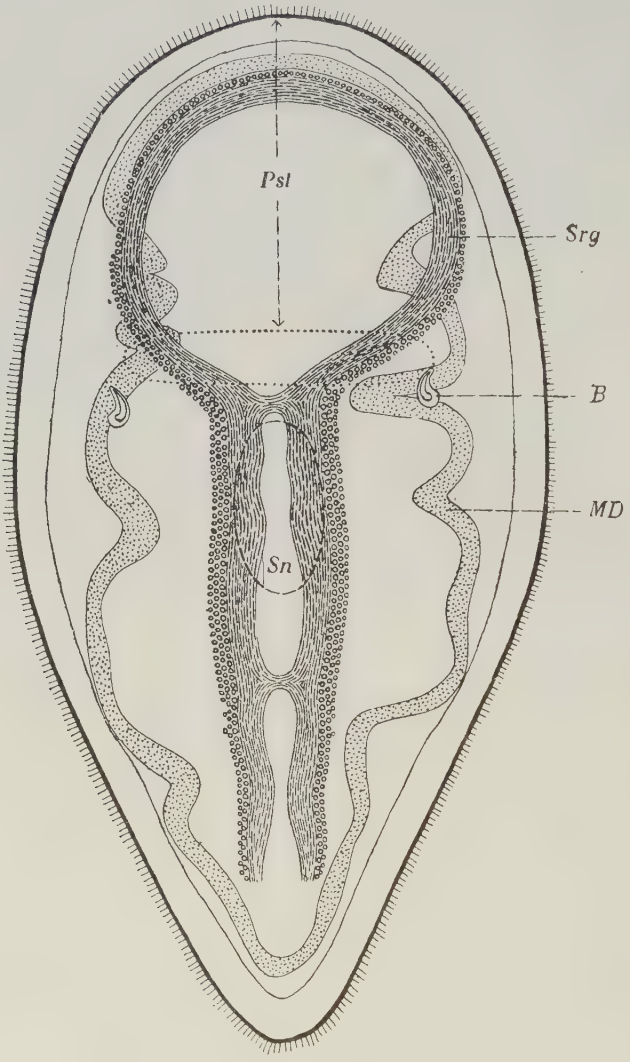

Abb. 5. — Ventralansicht einer nur kurze Zeit festgesessenen Larve (auf Weibchen der Abb. 25). Rekonstruktion aus Querschnittserie, etwas schematisiert. Vergr. 440. Die punktierte Linie (.....) umgrenzt den Bezirk starken Festhaftens. Vermännlichung erst an den gekrümmten Borsten zu erkennen.

Verlagerungen innerhalb der Organisation selbst, insbesondere der Borsten gegenüber den Nachbarorganen. Sie liegen in der indifferenten Larve (Fig. 3) zu beiden Seiten des Saugnapfes und h i n t e r der Unterschlund-

kommissur. Später (Fig. 6) etwas v o r der Schlundkommissur. Zuletzt (Fig. 7) liegen ihre Austrittsstellen mit den Haken neben der Front des Schlundrings.

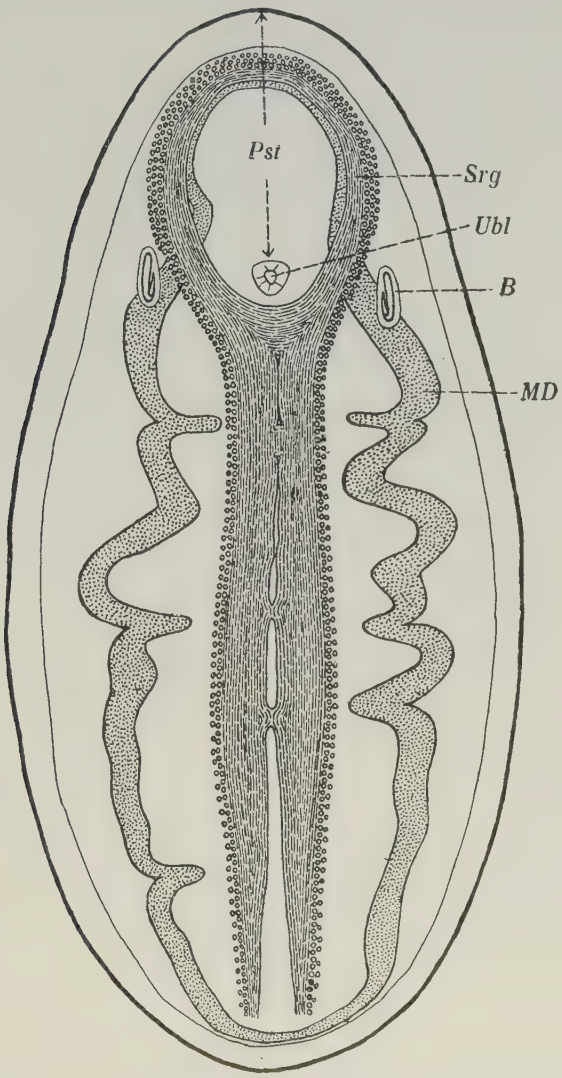

Abb. 6. — Ventralansicht einer stärker vermännlichten Larve (am Weibchen der Abb. 25 festgesessen), aus Querschnittserie rekonstruiert. Vergr. 440. Vermännlichung an Borstenkrümmung (NB. Lage der Borsten), Verkleinerung des Prostomiums (samt Schlundring) und Verschmelzung der Bauchnervenstränge zu erkennen. Etwas schematisiert.

Der Schlundring ist jetzt zu einem Nadelöhr verengt. Das Prostomium ist fast ganz verschwunden.

Auf einer stark männlichen Entwicklungsstufe fallen zum ersten Male die zwei grossen Coelomräume auf (Fig 8, Coe), die sich beiderseits des

Darmes vom Kopfabschnitt bis ins Hinterende erstrecken. Eine Segmentation ist an ihnen nicht festzustellen. Allerdings wäre das Material für

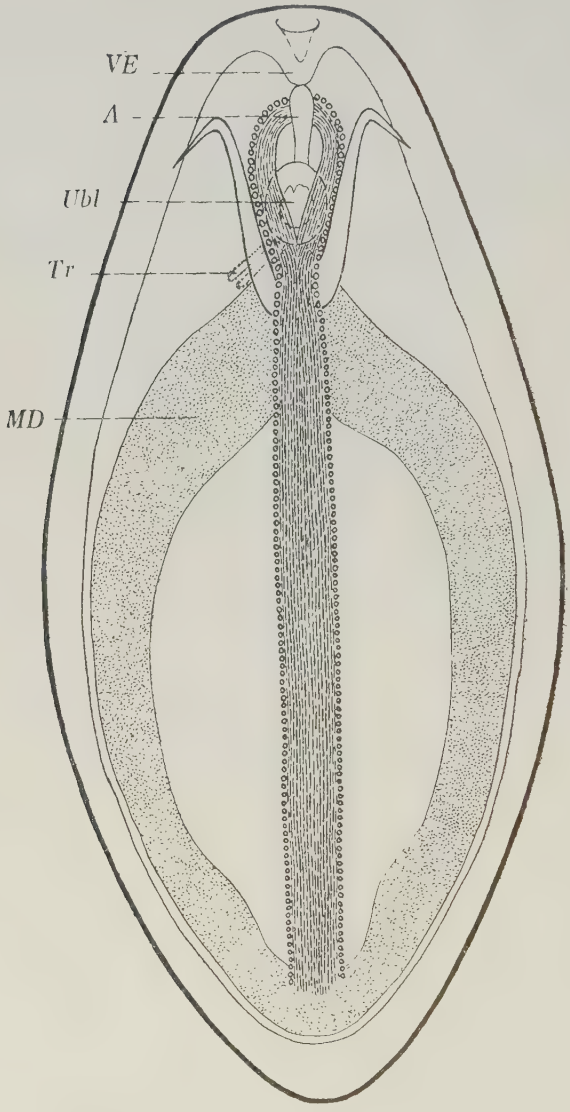

Abb. 7. — Ventralansicht eines jungen Männchens. Rekonstruktion aus Frontalschnittserie. Vergr. 440. Borstenhaken fertig, Nervensystem fast ganz entwickelt, Samenschlauch angelegt. Etwas schematisiert.

eine solche Feststellung nicht besonders geeignet; es bot für den Nachweis des Coeloms überhaupt Schwierigkeiten.

Als letztes Organ entwickelt sich der Samenschlauch. Seine Hauptanlage, das Urmundbläschen (Ubl) vergrössert sich und kommt mit der

Grössenzunahme der Borsten in den Winkel der Borstenschäfte zu liegen (Fig. 7). Die übrigen Bildungsvorgänge der Borsten und des Samenschlauches sind aus den Sonderkapiteln zu ersehen.

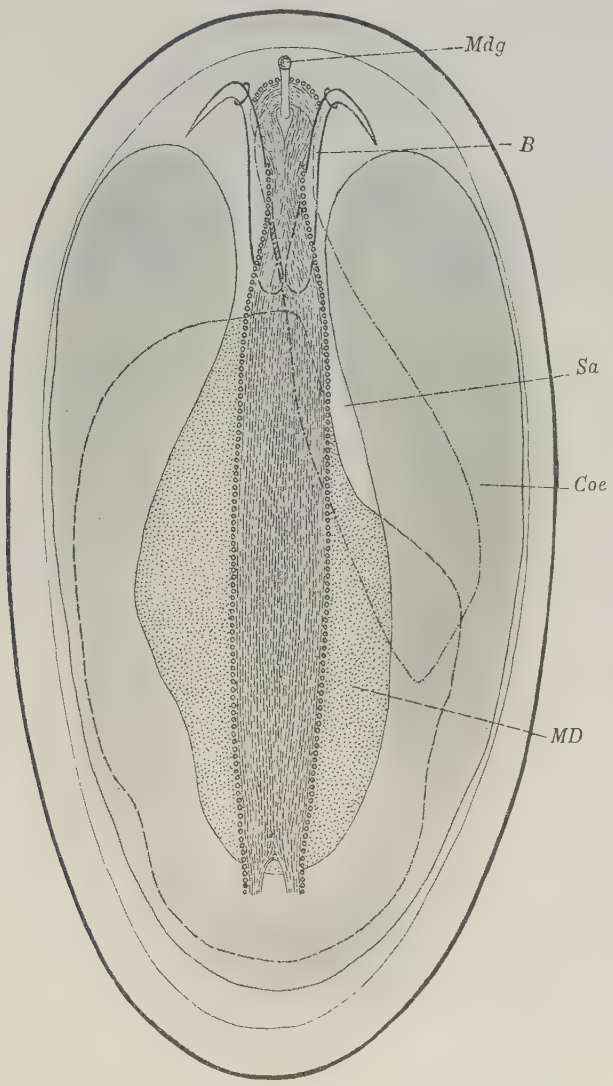

Abb. 8. — Ventralansicht eines Männchens. Rekonstruktion aus Querschnittserie. Vergr. 440. Etwas schematisiert. Borsten wie Abb. 18, ausgewachsenes männliches Nervensystem, Samenschlauch (nur im Umriss) angegeben ausgewachsen. Drüsenkomplex = Coelom? getönt.

Mit dem fertigentwickelten Samenschlauch ist die Entwicklung zum Männchen abgeschlossen. Die Spermatogenese hat schon vorher in einem Stadium zwischen denen der Fign. 6 und 8 eingesetzt.

Einige Zeitangaben über die Dauer der Entwicklung.

Diese Daten sind nach den Angaben von Rietsch 1886 [1]) (mit R bezeichnet) und den Notizen von Baltzer (= B) zusammengestellt. Da in keinem Falle die Eiablage beobachtet werden konnte, können die Zeiten nicht genau aufeinander bezogen werden. R beobachtete im Frühling; er hielt die Larven in Kristallisierschalen. Die Beobachtungen von B stammen aus den Wintermonaten. Auch in diesem Falle wurden Kristallisierschalen als Behälter verwendet. In keinem Falle wurden Temperaturen gemessen, die auf die Entwicklungszeit von Einfluss sind. Zudem betreffen die Beobachtungen zwei Arten, die allerdings wahrscheinlich, jedoch nicht sicher, identisch sind. Die Zusammenstellung dieser Beobachtungen kann also nur ungefähre Anhaltspunkte geben.

R nimmt an, dass die Embryonen bei der ersten Beobachtung 1-2 Tage alt gewesen sind; B findet eines Abends Morulae, die wahrscheinlich vom gleichen Tage sind. Demnach entspricht der 2. Beobachtungstag von B ungefähr dem 1. von R; dieser Umstand wurde bei der Vergleichung beachtet.

1. Tag. Abends Morulae. Die vier grossen Entodermdotterzellen sind noch an der Oberfläche (B) [2]).
3. u. 4. Tag. Die vier Entodermdotterzellen sind ganz umwachsen. Das Pigment ist bereits gebildet. Die Cilien sind gebildet; sie sind vorerst unbeweglich (B).
5. Tag. Die Wimperkränze werden sichtbar und zwar der vordere zuerst (R).
8. Tag. Die Bildung des Cilienkleides und der Kränze ist abgeschlossen. Die Larven rotieren, stecken aber noch in der Gallerthülle (B).
9. Tag. Die Mehrzahl der Larven ist ausgeschlüpft und schwimmt herum (B). Die Larven schwimmen kopfvoran und sind positiv phototaktisch (R). Mit Hilfe des Bauchsaugnapfes können sie sich so stark an Gegenständen festsaugen, dass sie mit Gummipipetten nicht weg geströmt werden können (R u. B).

Solche Larven [3]) gab B zu Weibchen. Sie setzten sich an deren Rumpf fest. Im Verlauf von höchstens einer Woche beginnt die männliche Differenzierung.

Eine Larve desselben Laiches, die nicht zu Weibchen gesetzt wurde, entwickelte sich weiblich. Ein Monat nach der Eiablage ist das Prostomium deutlich grösser geworden und die Mundöffnung ist eben am durchbrechen (Abb. 30).

[1]) S. 481 - 484.
[2]) Stadien ungefähr wie Spengel 1879 Taf. XI, Fig. 2.
[3]) Sie sind oft älter gewesen ; z. B. 14 Tage alt.

Nun folgen die genaueren Beschreibungen einzelner Organe; nämlich des Bauchsaugnapfs, des Nervensystems, der Borsten und des Samenschlauches.

Der Bauchsaugnapf.

Schon bei einer jungen indifferenten Larve (8 Tage alt; Abb. 1) hebt sich in der Epidermis die Stelle, wo der Saugnapf entsteht, von ihrer Umgebung ab und fällt als unpigmentierter und unbewimperter kreisförmiger Bezirk (Sn) in der Mitte der Bauchfläche auf. Ein Schnitt quer durch diese Region (Abb. 9) zeigt die Einzelheiten. Die Saugnapf-Epidermis ist hier nach innen zu mächtiger als die gewöhnliche benachbarte Epidermis. Sie ist faserig ausgebildet und frei von Vakuolen (Vak). (Da das Pigment sich wahrscheinlich in den Vakuolen der Epidermiszellen findet, ist die Pigmentlosigkeit des Saugnapfareales dadurch verständlich). Ausserdem kann man schon Beziehungen einer unterlagernden mesenchymatischen [1]) auffallenden Zellansammlung (My) feststellen. Einzelne Fasern (Fib) stellen eine Verbindung zwischen beiden Geweben her.

Abb. 9. — Querschnitt durch die Gegend des sich bildenden Saugnapfes. Vergr. 1360. Saugnapf als Epidermisverdikkung angedeutet.

An einem Sagittalschnitt durch die Napfregion einer etwas älteren Larve (Abb. 10)

[1]) Ich verwende diese Bezeichnung einfach als histologische Charakterisierung ohne stammesgeschichtliche Deutung. Die Herkunft dieses Materials ist nicht klar.

sieht man, dass sich diese Verhältnisse weiter entwickelt haben. Jetzt steht das Mesenchym in einer geordneten Beziehung zur Epidermisstruktur. Es bildet ein umfangreiches Polster kolbenförmiger Zellen (kfZ), die sich radiär zur Epidermis eingestellt haben. Dieser Befund kann mit einer Zeichnung in Beziehung gebracht werden, die Baltzer 1911/12 von der Bauchfläche einer etwa 12 Tage alten freien Larve herstellte (Abb. 2). Der Bezirk des entstehenden Saugnapfs bildet darnach im Leben einen abgegrenzten pigmentfreien Kreis von strahligem Aussehen. Er ist meinem faserigen Epidermisbereich gleich zu setzen. Um ihn herum münden drüsenartige Zellen aus (Abb. 11 nach Zeichnung Baltzers), die mit den mesenchymatischen Kolbenzellen der Lage und Form nach übereinstimmen.

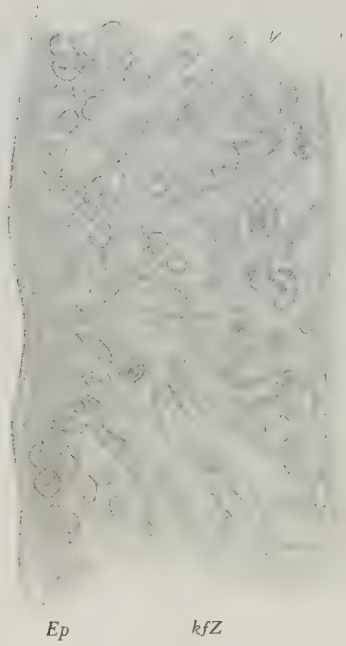

Abb. 10. — Sagittalschnitt durch Gegend des sich bildenden Saugnapfes. Etwas weiter fortgeschritten als Abb. 9 Vergr. 1360.

Die Fuliginosa-Larve besitzt darnach, wofür auch die Stadien der Abbn. 12 und 13 Belege sind, ein Bauchorgan, das aus einem zentralen muskulösen Saugnapf und einem peripheren Drüsenmantel besteht.

In Abb. 12 ist ein weiterer Sagittalschnitt durch die Bauchregion eines 14 Tage alten Tieres abgebildet. Unter der Epidermispartie, die den vorderen Wimperkranz (Ptr.) trägt, liegt das Urmundbläschen (Ubl). Dahinter erblickt man den Querschnitt durch die Unterschlundkommissur (Usko). Der Saugnapf selbst liegt weiter kaudal und reicht bis an die Darmwand (MD) heran. An dieser Figur sieht man den Bau des Saugnapfes, der nun bedeutend weiter entwickelt ist, genauer.

Abb. 11. — Drüsen aus dem Bezirk des Saugnapfes (nach Zeichnung F. Baltzer) Vergr. 500.

Unter einer Kutikula (Cu) liegt ein Komplex radiärer Fasern (Abb. 13 RFib), die man kaum anders denn als Muskelfasern deuten kann und die die Hauptmasse des Saugnapfs ausmachen. Wenn man sich diesen als Kugelsektor vorstellt, so ziehen diese Fasern radial und mögen daher als Radiärfasern bezeichnet werden. Unter ihnen liegt eine zweite Faserschicht,

ebenfalls muskulöser Natur, die aus einem unregelmässigen Geflecht von längs oder meridional verlaufenden Fibrillen besteht: Meridionalfasern (Abb. 12 Mfib). Endlich lassen sich an den Seiten des Radiärfaserkomplexes

Abb. 12. — Sagittalschnitt durch die Bauchregion eines 14 Tage alten Tieres. Vergr. 1110. Ep = Epidermis, Sn = Saugnapf und zwar ÄFib = dessen Aquatorialfasern, MFib = dessen Meridionalfasern. Seine Hauptmasse besteht aus Radiärfasern. Cu = Kutikula.

undeutlich einige Querschnitte wahrnehmen, die möglicherweise zu äquatorialen Muskelfasern gehören (Äfib).

Mit diesem Bau stimmt der Saugnapf der Bonellienlarve mit demjenigen der Plathelminthen und anderer parasitierender Würmer weitgehend

überein. Auch bei diesen Formen besteht nach Bittner und Sprehn 1928 [1]) « die Saugnapfmuskulatur aus Meridional-, Radiär- und Aequatorialfasern und ist innen mit Kutikula, aussen mit einer straffen, glänzenden Membran bekleidet. » Darnach kann man sich auch eine Vorstellung von

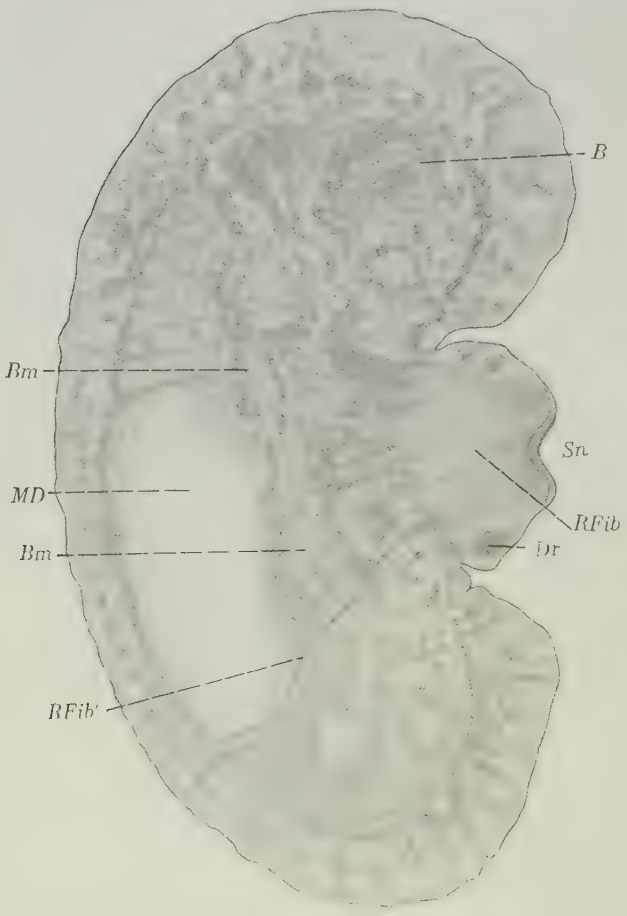

Abb. 18. — Querschnitt durch alte Larve mit Saugnapf (Sn) Vergr. 870. B = Borste, Bm = die noch getrennten Bauchnervenstränge.

der Funktion des Fuliginosasaugnapfes machen, die für die Trematoden von den gleichen Autoren [2]) wie folgt geschildert wird. « Die Meridionalfasern flachen ihn (den Saugnapf) ab und passen seine Innenfläche der Unterlage an. Darauf stellen die starken Radiärfasern durch Erhebung des ganzen Saugnapfs einen Teil seiner Höhlung als luftverdünnten Raum

[1]) S. 5.47.
[2]) loc. cit. S. 5.47.

wieder her. Hierbei wirken die Aequatorialfasern wie ein Sphinkter, der die angehobene Befestigungsstelle ringförmig abschnürt. Bei der Lösung muss mit der Erschlaffung der Radiärfasern eine Kontraktion der Meridionalfasern zusammenwirken. »

Dem geschilderten Stadium schliesst sich Abb. 13 an, die einen Querschnitt durch den Saugnapf einer alten Larve darstellt und gleichzeitig für die Herleitung der Saugnapfmuskulatur aus den Schichten des Hautmuskelschlauchs wichtig ist. Hier ist deutlich zu erkennen, dass dieses Organ als Pfropfen mitten in einer Medianfurche der Ventralfläche sitzt. Seine Hauptmasse wird auch hier durch die Radiärfasern (RFib) dargestellt. Dann folgt eine unregelmässige, schwache Muskellage, die wohl mit den Meridionalfasern der Abb. 12 übereinstimmt. Ob Äquatorialfasern da sind, ist unsicher. Ausserdem ist an diesem Bilde schön zu sehen, wie einzelne Radiärfasern (RFib') sich weiter durch den Körper um den Darm herum fortsetzen und dorsal in den Hautmuskelschlauch übergehen. Sie verhalten sich also wie gewöhnliche Dorsoventralfasern, nur dass sie ventral als Radiärfasern am Saugnapf teilnehmen.

Ferner ist aus Abb. 12 leicht zu erkennen, dass sich die Meridionalfasern in die normale Längsmuskulatur (LgM) fortsetzen. Über den Ursprung der Äquatorialfasern kann ich nichts sicheres sagen. Im Ganzen aber entspricht dieser Zusammenhang der Saugnapfmuskulatur mit der Rumpfmuskulatur bei *Bonellia* sehr gut den Anschauungen, wie sie Fuhrmann 1928 für die Saugnäpfe der Trematoden geäussert hat.

« Was den Ursprung dieser Fasersysteme anbetrifft », sagt der Autor [1]), « so sind die Äquatorialfasern wohl aus den Ring —, die Meridionalfasern dagegen aus den Längsfasern des Hautmuskelschlauches hervorgegangen, während die Radiärfasern als Dorsoventralfasern aufgefasst werden können. »

Ob man aus dieser Übereinstimmung der Saugnäpfe bei Bonellia und den Trematoden auf eine Verwandtschaft der beiden Gruppen schliessen darf, bleibe dahingestellt.

Sobald die Larve sich festgesetzt hat, beginnt die Rückbildung des Saugnapfes. Es handelt sich um Tiere, wie eines in Fig. 5 schematisch abgebildet ist. Der Umriss des Saugnapfs ist noch erkennbar. Die Epidermis ist noch kuppenförmig vorgewölbt; histologisch ist sie aber mit gewöhnlicher Epidermis schon fast identisch. Auf den Schnitten, die hier nicht abgebildet werden, ist ausserdem die fast vollkommene Reduktion der Radiärfasern festzustellen. Die Drüsen und ihre Ausführgänge sind noch erhalten geblieben. Am Grunde der ehemaligen Radiärfaserschicht findet sich das Muskelfasergeflecht, das

[1]) S. 42.

weiter oben als Meridionalfasern bezeichnet wurde, noch kräftig entwickelt vor. Diese Muskellage bleibt noch am längsten so erhalten, dass sie sich von ihrer Umgebung unterscheiden lässt. An ihr ist die Stelle des einstigen Saugnapfs noch zu erkennen, wenn äusserlich keine Vorwölbung mehr bemerkbar ist. Wie ich in einem vorhergehenden Abschnitt schon geschildert habe, befindet sich dieser Rest und damit der Saugnapfbezirk bei den stärker vermännlichten Tieren weiter vorne im Körper als bei den indifferenten Larven (S. 9 f).

Die Entwicklung der Borsten.

Beim fertig entwickelten Männchen von B. fuliginosa liegen ventral am vorderen Körperende zwei paarig ausgebildete, hakenförmig gekrümmte Borsten. In dieser Ausbildung waren sie schon den älteren Forschern (Marion 1875, Spengel 1879 und Rietsch 1886) bekannt. Über die Entwicklung dieser Haken aber und besonders über ihre Homologie mit den Bauchborsten des Weibchens, hat nur Baltzer 1912 [1]) Angaben gemacht. Darnach entstehen beide in gleicher Weise aus einer grösseren Borstenbildungszelle und liegen in früheren Stadien hinter dem Schlundring zu beiden Seiten des Bauchmarks.

Es ist nach den Beobachtungen an *Echiurus* wahrscheinlich, dass sich auch bei *Bonellia* die Borstensäcke aus dem Ektoderm, beziehungsweise aus der Epidermis entwickeln. Da aber weder Baltzer noch ich Stadien zur Verfügung hatten, die dies beweisen, will ich die entsprechenden Beobachtungen an *Echiurus* [2]) kurz zusammenfassen und ihnen meine Bonelliastadien anschliessen.

Zuerst ist bei Echiurus eine im Ektoderm liegende Zellknospe wahrzunehmen. Die konzentrisch angeordneten Zellen sind alle gleich, so dass man noch keine Bildungszelle unterscheiden kann. Allmählich rückt die Knospe aus der Epidermis heraus nach innen und eine vergrösserte Zelle, die Borstenbildungszelle, beginnt die Borste zu bilden. Mit zunehmender Grösse der Borste tritt die Höhlung des Borstensackes mit einer Einbuchtung in der Epidermis in offene Verbindung.

Das jüngste Stadium der Borstenentwicklung, das ich bei B. ful. feststellen konnte, findet sich bei einer ungefähr 12 Tage alten, freischwimmenden Larve. Der Follikel hat sich schon von der Epidermis losgelöst. Von der Borste ist noch nichts zu bemerken.

Ein etwas weitergebildeter Follikel aus einer um einen Tag älteren Larve ist in Abb. 14 gegeben. Die beiden Borstensäcke liegen im Rumpf-

[1]) S. 257/58, Fig. 8.

[2]) Baltzer 1917, S. 105/06, Fig. 38, 64 u. 68.

abschnitt dicht an der ventralen Körperwand, symmetrisch beiderseits vom Saugnapf etwas hinter dem Prototroch. Man vergleiche für die Lage Abb. 3. Sie entspricht sehr schön derjenigen der Bauchborsten in der Echiuruslarve [1]). Der zapfenförmige Follikel (Bf) selbst ist etwa 20 μ lang und hat zylindrische Zellen, deren Kerne vom Follikellumen abliegen. Ein Zusammenhang des Follikels mit der Epidermis ist nicht mehr nachweisbar. Im Borstensäckchen ist eine kleine, noch undeutliche Borstenspitze (B) wahrzunehmen. Eine vergrösserte Bildungszelle ist noch nicht zu erkennen.

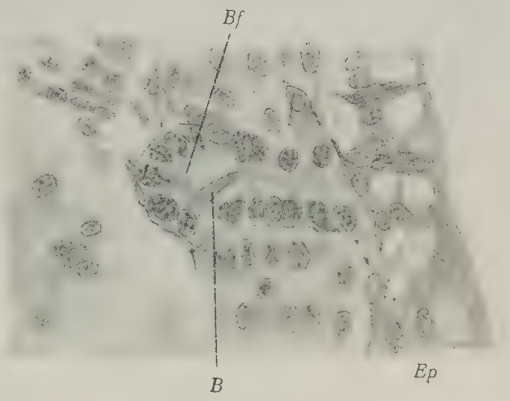

Abb. 14 — Borstenfollikel einer ca. 13 Tage alten Larve mit Hakenspitze. Sagittalschnitt. Vergr 1360.

In Abb. 15 ist ein nur wenig älteres Stadium dargestellt. Der Follikel hat sich so von der Körperwand entfernt, dass er sie nur noch mit einer kleinen Fläche berührt. Er hat sich überdies kaudalwärts abgekrümmt. Man erkennt das nicht nur an der gesenkten Lage der Bildungszelle, die durch ihren grossen Kern (K) nachweisbar ist, sondern auch an der Form der Borste. Sie ist im gleichen Sinne wie der Follikel selbst abgebogen. Ihre Spitze steht fast rechtwinklig zur Epidermis, während der hintere Borstenabschnitt mit der Körperwand beinahe gleich läuft.

Abb 15. — Borstenfollikel mit Hakenspitze. K = Kern der Bildungszelle. Vergr. 1220.

Mit Abb. 16 beginnt der interessanteste Teil dieser Borstengestaltung. Sie wird nun ein männlicher Geschlechtscharakter und weicht erheblich vom weiblichen Bonelliatypus und ebenso vom Echiuridentypus ab. Zugleich erlaubt sie, gewissermassen eine Entwicklungsmechanik der Borstenbildung zu versuchen. Bei *Echiurus* bleibt der Borstenfollikel, der mit der Epidermis den Zusammenhang behält, gerade gestreckt. Die Borste bricht bald nach aussen durch und bleibt gerade. In der Entwicklung des Bonelliamännchens aber löst sich der Borstensack

[1]) Hatschek 1880, Fig. 3, 4 u. 5; Baltzer 1917, Fig. 51.

völlig nach innen von der Epidermis los und erfährt Umbildungen, die ich im folgenden für die weitere Gestaltung der Borste verantwortlich machen möchte.

Die fertige Borste des Bonelliamännchens besitzt einen vorderen, stark abgekrümmten Haken (Ha) und einen langen, im spitzen Winkel dazu stehenden Schaft (vergl. Abbn. 8 und 18). Im Stadium der Abb. 16 und wohl auch der Abb. 17 ist erst der Haken gebildet worden. Jetzt beginnt

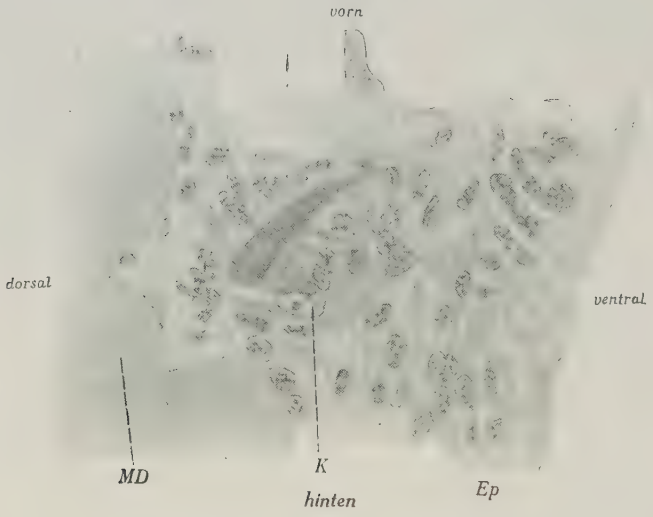

Abb. 16. — Borste mit abgekrümmtem Haken; K = Kern der Bildungszelle. Vergr. 1360.

rechtwinklig dazu die Bildung des Schaftes. Ihr geht eine Verlagerung der Borstenbildungszelle, die an ihrem grossen Kern erkennbar ist, voraus. Sie rückt im rechten Winkel von der bisherigen Borstenachse ab. Zugleich drängen sich die an der Innenseite (= Ventralseite) des Follikels gelegenen Wandzellen zu einem schmalen radiären Büschel zusammen (Fig. 17).

Die Krümmung des Borstenfollikels kommt zellmechanisch vermutlich dadurch zustande, dass sich die Zellen an der präsumptiven Konvexseite (= Dorsalseite) stärker vermehren als an der Konkavseite. Diese stärkere Vermehrung ist an der Zahl der Kerne abzulesen. Wie sich Druckwirkungen von der vergrösserten Aussenseite und Zugwirkungen von der verkleinerten Innenseite des Follikels kombinieren, lässt sich nicht auseinander halten. Immer aber werden diese formverändernden Kräfte in erster Linie auf die weiche Borstenbasis wirken, die härtere ältere Borstenspitze aber wenig mehr beeinflussen und gerade die Borstenbasis ist ja der abgekrümmte Teil (sehr deutlich bei Abb. 16). Nach dieser Deutung wäre die Gestaltbildung der Borste in hohem Masse ein Werk der

Follikelwand. Welche Rolle unabhängig davon die Borstenbildungszelle selbst spielt, lässt sich nicht sagen.

Durch diese Formveränderung des Follikels ist die Bildungszelle ganz nahe an die ventrale Epidermis gerückt worden und die Hakenspitze ist nach vorn und dorsal gerichtet (Abbn. 5 u. 6).

Nach längerem Festsitzen auf einem Weibchen sind die Larven zu jungen Männchen geworden. Die Borsten sind fertig ausgebildet (Abb. 8).

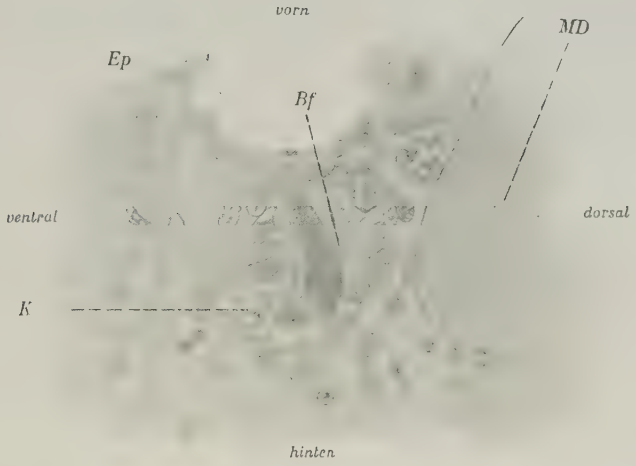

Abb. 17. — Borste mit abgekrümmtem Haken. NB Die dem Bildungskern benachbarten Kerne sind grösser als die übrigen Follikelkerne. Vergr. 1370.

Neben der Verlagerung der Follikel nach vorne ist eine weitere Drehung zur endgültigen Lage einhergegangen. Beide Borsten liegen mit der Basis jetzt nahe beieinander und klaffen vorne etwas auseinander. Die Hakenspitzen sind jetzt nach rückwärts und ventral gerichtet. Durch die von den Borstenschäften gebildete Gabel zieht das Bauchmark, welches dorsalwärts in den engen Schlundring übergeht.

Abb. 18 zeigt die Gestalt der fertigen Borste in der Seitenansicht. Sie ist 0,115 mm lang und besitzt einen dicken, hinten flügelartig verbreiterten Schaft. Als Haken im Sinne der früheren Stadien ist der vordere, abgekrümmte Teil (Ha) anzusehen.

Die streifenartige Zeichnung in der Längsrichtung der Borste, wie sie in Abb. 18 dargestellt ist, rührt von ihrem faserigen Bau her. Diese Struktur ist nicht nur oberflächlich; sie ist auch auf Querschnitten als rautenförmiges Gitter zu erkennen. Nur an der Hakenspitze ist nichts von einer Faserung festzustellen. Von der Hakenbiegung an ist die Faserung bis fast zum Rande der Schaufel (= flügelartig verbreiterter Schaft) zu verfolgen. Und zwar nehmen am Bau der Schaufel mehr Fasern teil als am

vorderen Schaftstück. Diese neu hinzukommenden Faserbündel sind anders gerichtet als die des Schaftes und bilden so ein Areal für sich. Dies legt nahe, dass dieses neue Areal von neuen Bildungszellen hervorgebracht wurde. Die fertige männliche Borste wäre somit das Produkt nicht nur einer einzigen, sondern einer Reihe von Bildungszellen.

Hier möchte ich bemerken, dass ich nie eine Andeutung von Borstenersatz feststellen konnte, der bei *Echiurus* leicht feststellbar ist. Es ist denkbar, dass mit der Bildung dieser einen Borste durch mehrere Bildungszellen die gesamten Borstenbildungspotenzen des Follikels aufgebraucht worden sind. So wäre der fehlende Borstenersatz erklärt.

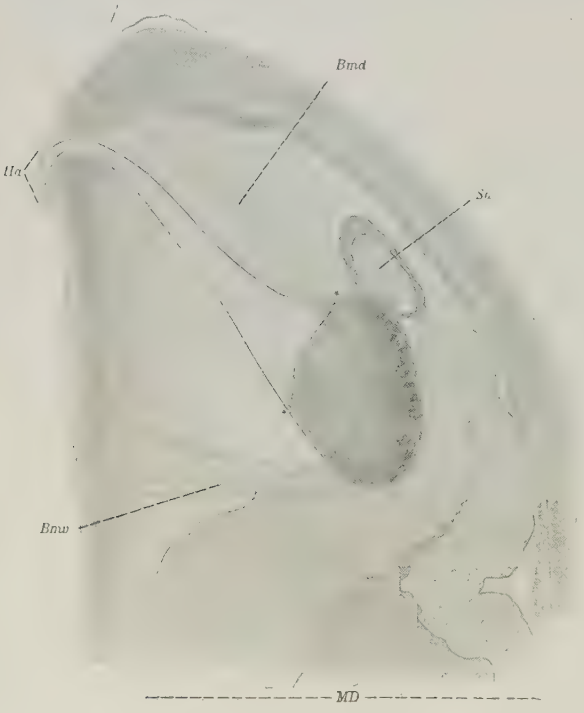

Abb. 18. — Vorderende einer festsitzenden Larve (links weibliche Unterlage). Fertige Borste mit Haken (Ha), Bmv = ventraler, Bmd = dorsaler Basiparietalmuskel. Vergr. 575.

Der Follikel selbst bildet bei der fertigen Borste nur noch an ihrer Basis eine dickere Hülle (dunkel gehaltenes Stück in Abb. 18 bis zur Linie *-*). Um den Schaft herum kann man kaum noch ein dünnes Häutchen als Follikelrest feststellen.

Der Haken durchstösst jetzt die Epidermis. Erst jetzt ist also der Durchbruch des Borstensackes nach aussen eingetreten, der bei der Echiurusborste schon in einem Stadium zustande kommt, das ungefähr den Abbn. 16 und 17 entspricht [1]). Die beschriebene Orientierung der Hakenspitze nach innen und die darauffolgende Drehung des Follikels erklärt, warum die Verbindung mit der Epidermis nicht früher eintreten konnte.

Von der Borstenmuskulatur, die an die erwachsene Borste ansetzt, fallen zwei basiparietale Muskelzüge am meisten auf. Der eine zieht von der Borstenbasis ventral nach der Muskelschicht der Bauchseite (Bmv). Das

[1]) Vergl. Baltzer 1917, Fig. 68 und 64.

andere Bündel ist nach vorne dorsal gerichtet und geht am Vorderende des Tieres in den Hautmuskelschlauch über (Bmd). An der Borstenbasis lösen sich die Bündel in einzelne Fasern auf, die am Follikel ansetzen. An Stelle eines Interbasalmuskels findet man ein Fasergeflecht, das die beiden Borstenbasen meist dicht beisammen hält, so dass die schon oben erwähnte Gabelstellung der Borsten entsteht. Man kann sich denken, dass das Muskelgeflecht der Körperwand, durch das die Borstenspitze durchtritt, als Sphinkter wirkt. Einen Muskelzug, der von der Borstenbasis nach hinten an die Körperwand zieht und der als Rückziehmuskel wirken könnte, habe ich, im Gegensatz zu einer unveröffentlichten Beobachtung Baltzers, nicht finden können.

Abb. 19. — Männchen mit hervorgepressten Borsten (nach Zeichnung Baltzer) Vergr. 90.

Denkt man sich die beiden basiparietalen Züge antagonistisch wirkend, so muss eine Hebelbewegung entstehen, die ungefähr von vorn nach hinten gerichtet ist. Der Sphinkter würde dabei als Drehpunkt wirken. Es ist anzunehmen, dass bei dieser Bewegung die Borste hervorgepresst wird. Einen entsprechenden Zustand hat Baltzer im Leben beobachtet und gezeichnet; Fig. 19.

Die Entwicklung des Nervensystems.

Ich möchte die Entwicklung des Nervensystems mit Hilfe der folgenden Stadien darstellen.

1. Indifferente 4 Tage alte Larve (nicht abgebildet). [1])
2. Indifferente 8 Tage alte Larve, Abb. 1.
3. Indifferente 14 Tage alte Larve, Abb. 3.
4. - 6. Festsitzende Larven mit zunehmender Vermännlichung, Abbn. 5, 6, 7 und 8.

Bei der 8 Tage alten indifferenten Larve (Abb. 1) liegt im vorderen Körperabschnitt, ventral vom Darm und von der Epidermis getrennt, ein ziemlich weiter und dicker Nervenring. Hinten in dem von ihm umschlossenen Raume liegt das Urmundbläschen, das, wie Baltzer gezeigt hat, dem Vorderdarm bei den Anneliden homolog ist. Damit ist die Deutung

1) Das jüngste, 4 Tage alte Glied dieser Reihe ist schon wesentlich älter als die jungen Echiuruslarven, welche in den Arbeiten von Salensky 1876, Hatschek 1880 und Baltzer 1917 beschrieben werden. Ich kann also die Entwicklung des Nervensystems nicht von Anfang an verfolgen.

dieses Nervenringes als Schlundring gegeben. Vom Schlundring zweigen symmetrisch die zwei ventralen Längsstränge ab und ziehen, nach hinten etwas konvergierend, bis unter den hinteren Wimperkranz.

Histologisch ist der Schlundring nicht einheitlich gebaut. Eine mehrschichtige Ganglienzellhülle umgibt den faserigen Ring vorne und aussen und zieht nach hinten den Längsfasersträngen entlang. Der hintere Teil des Schlundrings, zwischen den Zweigstellen der Längsstränge dagegen, besteht nur aus Nervenfasern. Diese Unterschlundkommissur (Usko) hat man sich nur als dünnes Band zu denken , das aber in der Ventralansicht in seiner grössten Flächenausdehnung zu sehen ist. Sehr wahrscheinlich wird diese faserige Verbindung später als das Oberschlundganglion und die Seitenstränge angelegt. Denn bei der eingangs erwähnten 4 Tage alten Larve ziehen unter dem Urmundbläschen nur wenige, kaum erkennbare Nervenfasern durch, während das übrige Nervensystem schon die Entwicklungsstufe, wie sie Abb. 1 zeigt, erreicht hat.

In Abb. 3 sieht man das Nervensystem einer älteren freischwimmenden Larve. Der Schlundring ist hier weiter geworden, die ventralen Längsstränge aber sind einander näher gerückt.

Bei der erst kurze Zeit festsitzenden Larve der Abb. 5 hat der Schlundring die grösste beobachtete Weite. Das Näherrücken der ventralen Längsstränge ist so weit fortgeschritten, dass sie an einer Stelle hinten im Rumpf bereits miteinander verschmolzen sind. Diese erste Verschmelzungsstelle ist vermutlich nicht bei allen Tieren am gleichen Ort.

Da bei beiden Geschlechtern aus den ventralen Nervensträngen durch Verschmelzung das Bauchmark entsteht, ist die zuletzt erwähnte Larve, obwohl sie schon festsitzt, in bezug auf das Nervensystem geschlechtlich noch indifferent. Erst bei dem Tiere der Abb. 6 erkennt man eine männliche Differenzierung des Nervensystems. Der Schlundring ist deutlich kleiner als bei den vorher beschriebenen Stadien. Die Verschmelzung der ventralen Stränge ist weiter fortgeschritten. Sie sind jetzt durch vier Brücken, die Unterschlundkommissur eingerechnet, verbunden [1]).

Schliesslich erblickt man in Abb. 8 das Nervensystem einer ganz vermännlichten Larve. Der Schlundring ist so klein und eng geworden, dass nur eine knappe Öffnung frei bleibt, durch welche der vorderste röhrenförmige Abschnitt des Samenschlauchs zieht. Die zuerst getrennten ventralen Nervenstränge sind nun zum Bauchmark verschmolzen. Wenn dieses bei einzelnen Tieren in seinem Verlaufe hin und wieder Ausbuchtungen und Anschwellungen zeigt, so rühren diese vom Kontraktionszustand des

[1]) Selenka 1878, S. 120/21, hat wohl eine solche Larve vor sich gehabt, die ihn zu der Annahme zweier Schlundkommissuren verführte.

Tieres her. Sicher sind sie nicht so regelmässig angeordnet, dass man auf eine Gliederung des Nervensystems schliessen dürfte.

Die Larve der Abb. 7 steht dem Zustand von Abb. 8 nahe. Der Schlundring ist aber noch nicht so weit vermännlicht.

Ich möchte diese Entwicklung des Bonellianervensystems, insbesondere des Bauchmarks an Hand der Arbeiten von Hatschek 1880 [1]) und Baltzer 1917 [2]) mit der Entwicklung bei *Echiurus* vergleichen. Die Anlage des Bauchmarks befindet sich bei Echiurus an der Ventralseite der Hyposphäre in Form zweier symmetrischer, nahe benachbarter Leisten, welche aus hintereinander liegenden paketförmigen Ganglienzellgruppen bestehen [3]). Diese Ganglienzellen bilden, wie Schnitte zeigen, zunächst zusammen mit den Ektodermzellen einen einheitlichen Komplex [4]), dann scheidet sich das Ektoderm in Epidermis und Bauchmarkanlage. Auch dann sind die Ganglienzelleisten noch getrennt, aber nahe benachbart. Später wird der Zwischenraum durch einen einheitlichen Faserstrang ausgefüllt [5]).

Mit dieser ersten Entwicklung der Bauchstränge steht Echiurus manchen Anneliden näher als *Bonellia*. So findet Penners 1923 [6]) bei den Oligochaeten (*Tubifex*) als erste Anlage des Bauchmarks zwei getrennte im Ektoderm liegende Ganglienzell-Leisten. Bei Bonellia dagegen haben die beiden ventralen und fibrillären Längsnerven zuerst eine bemerkenswerte Selbständigkeit und treten erst sehr spät zum Bauchmark zusammen. Sie erinnern dadurch längere Zeit an die ventralen Nerven der Turbellarien.

Die Samenschlauchentwicklung.

Da sich der Samenschlauch aus der Vorderdarmanlage entwickelt, muss zunächst deren Entstehung geschildert werden. Für *Thalassema*, eine Verwandte von Bonellia, hat Torrey 1903 [7]) beschrieben, wie sich der spaltförmige Urmund hinten beginnend so weit schliesst, dass nur die Mundöffnung bestehen bleibt. Es war anzunehmen, dass dieses Verhalten für die anderen Echiuriden auch gilt; sie gehören somit zu der Gruppe der Protostomier.

Durch die Baltzersche Arbeit von 1925 sind die entsprechenden Verhältnisse für Bonellia viridis bekannt geworden [8]). Auch hier findet

1) S. 11.
2) S. 61 und folgende.
3) Hatschek 1880, Fig. 23 u. 24; Baltzer 1917, Fig. 48-51.
4) Baltzer 1917, Fig. 38.
5) loc. cit. Fig. 95.
6) S. 258 und and., Fig. 20 und 27.
7) S. 195-198. Fig. 4C u. 4D, Taf. II. 23 u. 24.
8) S. 225 ff. Fig. A und B.

sich ein spaltförmiger, von hinten nach vorn sich schliessender Urmund. Abweichend von den andern Echiuriden wird er aber äusserlich gänzlich verschlossen. Die Vorderdarmanlage bildet dann ein abgeschlossenes Bläschen. Dieses Vorderdarm - oder Urmundbläschen löst sich dann vom Ektoderm los und bleibt hinten im Schlundring zwischen Epidermis und Darm liegen. Dieser Zustand erhält sich auch während des Stadiums der indifferenten Larve. So hatte ihn Spengel 1879 [1]) schon beobachtet.

Bei der weiteren Entwicklung zum Geschlechtstier wird (ebenfalls nach Baltzer 1925) das Bläschen verschieden verwendet. Entwickelt sich die Larve zum Weibchen, so verschmilzt es einerseits mit dem Mitteldarm und nach aussen mit einer Einwucherung der Epidermis, der Mundbucht. Damit ist die Mund-Schlundanlage gegeben. Das Urmundbläschen wird also beim Weibchen der Bonellia schliesslich wie bei den übrigen Echiuriden zur Bildung des Vorderdarms verwendet.

Bei der sich männlich entwickelnden Larve kommt, wie in der allgemeinen Beschreibung schon erwähnt wurde, eine Verkürzung des Prostomiums zustande, wodurch das Urmundbläschen näher an das Vorderende herangeschoben wird. Diese Lageverschiebung wird durch die Übersichtbilder Abbn. 1-7, die ich an jener Stelle für die Gesamtorganisation besprochen habe, gut belegt: Während sich das Bläschen in der jungen indifferenten Larve noch innerhalb des mittleren Körperdrittels befindet, rückt es in der sich männlich differenzierenden Larve in das vorderste Viertel (Abb. 6) oder sogar Fünftel (Abb. 7) vor. Ausser dem Urmundbläschen ist auch der Mundbuchtbezirk an der Samenschlauchentwicklung beteiligt. Auch dieser wird verlagert und zwar noch stärker nach vorn. Sein Areal liegt schliesslich fast ganz am Vorderende. Hinten an das Urmundbläschen häufen sich etwas später Zellen (Mesodermzellen?), die das Material zur Bildung des Trichters liefern. Durch Verschmelzen der drei Teile , nämlich des ektodermalen Urmundbläschens (= Samenbehälters), der Einbuchtung (= Samenschlauchmündung) und des Trichters wird ein kleiner Samenschlauch gebildet, der darnach, mit Ausnahme des Trichters, dem Mund und Vorderdarm des Weibchens homolog ist.

Über diese Entwicklung bei B. fuliginosa geben die folgenden Bilder im einzelnen Aufschluss. Leider ist das Material nicht ganz vollständig. Es liefert immerhin eine Erweiterung für die Auffassung , die man sich über die Bildung und Homologie des Samenschlauchs bei *Bonellia* machen muss.

Das jüngste Entwicklungsstadium, wo das Urmundbläschen durch äusseren Abschluss des Urmundes im Entstehen begriffen ist, konnte ich nicht feststellen. Damit fehlt auch der direkte Beweis für seine Herkunft

[1]) S. 383, Taf XI, 12 u. 13.

aus dem Urmund. Da aber seine Lage im Schlundring und sein späteres Verhalten dem Urmundbläschen beim *Viridis* - Männchen völlig entspricht, geht man kaum fehl, wenn manes auch bei B. fuliginosa als Urmundbläschen deutet.

Bei einer ungefähr 8 Tage alten Larve ist die Bildung des Urmundbläschens schon abgeschlossen, Abb. 20 (Ubl). Man sieht hier auf einem Querschnitt, dass es sich schon fast gänzlich aus seiner Entstehungschicht, der Epidermis(Ep), herausgelöst hat und nun dem Darm anliegt. Seitlich von dem Bläschen selbst findet man die Schnitte durch die Schlundringschenkel (Srg). Durch sie ist seine Lage genauer bezeichnet. Das ganze Organ hebt sich deutlich als ein Zellklümpchen von der Umgebung ab. Seine Höhlung ist sehr unscheinbar, kann aber auch grösser sein, wie dies aus Abb. 21 ersichtlich ist, welche einen Querschnitt durch eine ca. 10 Tage alte Larve darstellt.

Abb. 20. — Indifferente Larve. Querschnitt durch Gegend des Urmundbläschens (Ubl). Man beachte seine Lage zwischen den beiden Schlundringschenkeln (Srg) sowie den teilweise getroffenen Prototroch (Ptr). Vergr. 1010.

Eine genaue Übersicht über die Lage zu den anderen Organen bietet Abb. 12, die einen Sagittalschnitt durch die Mitte einer ungefähr 14 Tage alten Larve darstellt, wie sie ähnlich in Abb. 3 gegeben ist. Das Bläschen (Ubl) mit sehr kleinem Lumen misst in der grössten Ausdehnung etwa 0,01 mm (während die Länge des ganzen Tieres ca. 0,3 mm beträgt) und liegt zwischen Epidermis (Ep) und Darmwand (MD), vor der Unterschlundkommissur (Usko) und dem Saugnapf (Sn), direkt unter dem vorderen Wimperkranz (Ptr). Der Darm reicht noch ziemlich weit in den Vorderabschnitt des Tieres hinein. In der Abbildung ist nur seine ventrale Wand gezeichnet.

Die nun folgenden Stadien beziehen sich auf die wichtige Vereinigungsphase der beiden ursprünglich getrennten Anlagen (des Urmundbläschens und der Mundbucht). Drei Fälle stimmen gut zusammen, während

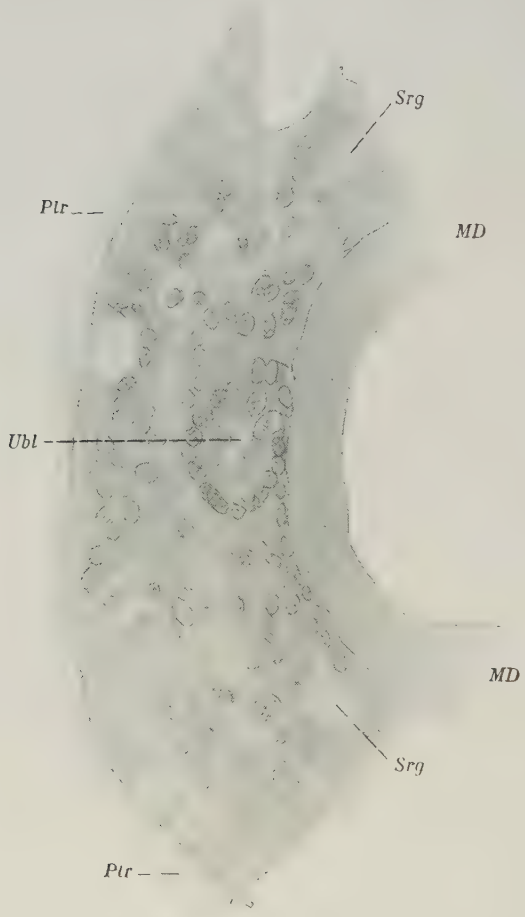

Abb. 21. — Indifferente Larve. Querschnitt durch Gegend des Urmundbläschens. Schlundringschenkel (Srg), Prototroch (Ptr). Vergr. 1010.

ein Fall (Fig. 24) etwas abweicht. Die Urmundbläschen sind in allen Fällen gegenüber denen indifferenter Larven vergrössert. Eine Übersicht ist in der schon erwähnten Fig. 7 gegeben.

In Abb. 22 hat das Urmundbläschen (Ubl) eine schlanke Ausbuchtung (A) gegen die Mundbucht (VE) vorgetrieben, ohne aber mit dieser in Verbindung zu stehen. Die beiden Anlagen sind noch getrennt. In Abb. 23 sind diese Anlagen in Berührung gekommen. Das Bläschen (Ubl) ist durch einen ähnlichen Gewebeschlauch (A) mit der Mundbucht (VE)

verbunden. Die genauere histologische Analyse zeigt auch hier, dass der

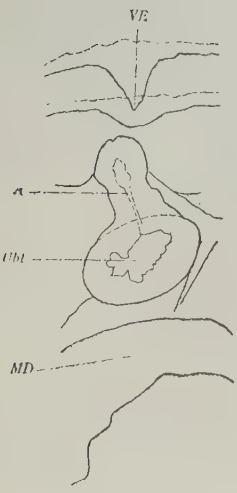

Abb. 22.

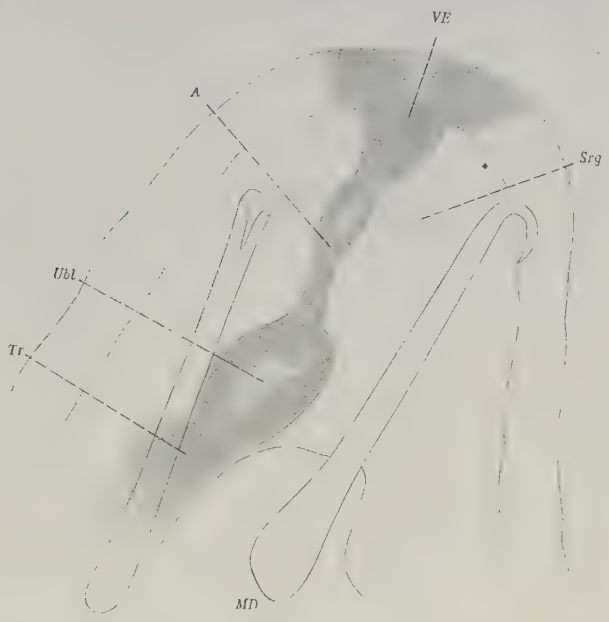

Abb. 23.

Abb. 22. — Samenschlauchbildung. Das Urmundbläschen stösst der vorderen Einwucherung eine Ausstülpung entgegen. Zusammenstellung zweier benachbarter Schnitte. Vergr. 740.

Abb. 23. — Samenschlauchbildung. Die Ausstülpung (A) des Urmundbläschens verwächst mit der vorderen Einwucherung (VE). Zusammenstellung zweier benachbarter Schnitte. Vergr. 740.

Strang eine direkte Fortsetzung des Bläschens, gegenüber der Epidermiseinbuchtung aber noch deutlich abgesetzt ist. Am andern Pole des Bläschens findet sich eine Andeutung des Trichters (Tr?). Im Prinzip ähnlich, aber doch mit einer Variante, verhalten sich die Dinge im Falle der Abb. 24. Hier liegt das Bläschen (Ubl) so nahe an der Epidermis (Ep), dass für ein Verbindungsstück offenbar nicht Platz war. Durch die Epidermiseinbuchtung (VE) wird die Verbindung direkt ermöglicht.

Der junge fertige Samenschlauch ist äusserlich kaum vom Stadium der Abb. 23 zu unter-

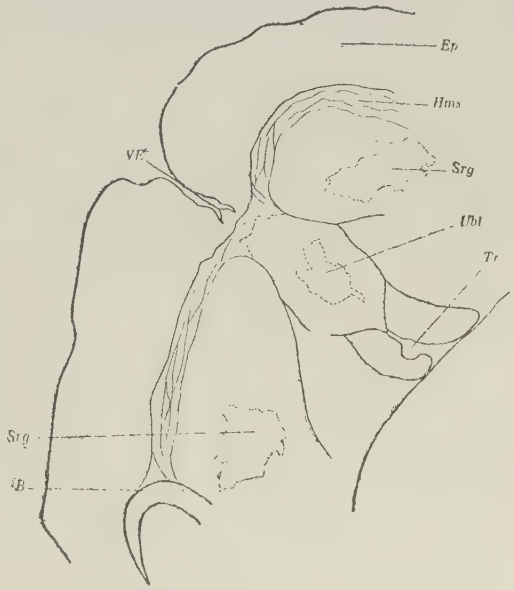

Abb. 24.—Samenschlauchbildung. Ein Fall, bei dem das Urmundbläschen der vorderen Einwucherung keine Ausstülpung entgegenschickt. Vergr. 1030.

scheiden; sein Bläschen ist noch kugelig. Es wächst dann zum grossen sackförmigen Samenbehälter an.

Nach meinen hier mitgeteilten Befunden entsteht also der Samenschlauch des Fuliginosa-Männchens wie der des Viridis-Männchens aus einer epidermalen Einbuchtung (= Mündungsabschnitt), aus der Vorderdarmanlage (= eigentlicher Samenbehälter) und aus dem Trichterstück. Der einzige Unterschied bei der Samenschlauchentwicklung der beiden Arten besteht darin, dass bei *B. viridis* die Epidermiseinbuchtung bis auf das Urmundbläschen hinein vordringen muss, während bei *B. fuliginosa* das Urmundbläschen ein Divertikel nach der Mundbucht vorstösst und so die Verbindung der beiden Teile gebildet wird.

Die Beziehungen der festsitzenden Larve zur weiblichen Unterlage.

Die sich männlich entwickelnden Larven von Bonellia viridis setzen sich, wie Spengel 1879 entdeckte, während einiger Tage an den Rüssel eines Weibchens fest. Die während dieser Rüsselzeit in den Larven eintretenden Veränderungen wurden durch Spengel 1879 und namentlich Baltzer (versch. Schriften) verfolgt und speziell letzterer konnte für ihr Eintreten Gesetzmässigkeiten feststellen, auf die ich noch eingehen werde.

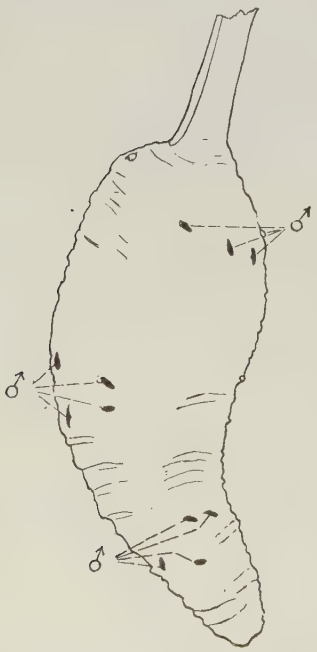

Abb. 25. — Weibchen der Bonellia fuliginosa mit festsitzenden Larven (♂). (Rüssel abgeschnitten). Nach Aquarell V. Serino. Vergr. ca 7.

Bei *Bonellia fuliginosa* setzen sich die Larven nicht an den Rüssel, sondern an den Rumpf eines Weibchens. Leider stehen mir keine Angaben über die Dauer des Festsitzens der einzelnen Tiere zur Verfügung. Immerhin kann man aus dem Entwicklungsgrad einer Larve auf relative Zeiten schliessen. In einem Falle wurden einem larvenlosen Weibchen 7 Tage und 2 Tage vor seiner Konservierung indifferente Larven zugesetzt, die sich anhefteten (Fig. 25, ♂). Man weiss nun von diesen mit dem Weibchen fixierten Larven, dass die Dauer ihres Festsitzens einen Bruchteil eines Tages bis 7 Tage, nicht aber mehr betragen kann.

Dieser verschiedenen Zeit entspricht, dass bei diesen Tieren, die alle untersucht wurden und von denen zwei in den Abb. 5 und 6 abgebildet worden sind, die

Entwicklung zum Männchen verschieden weit gediehen ist. Ausserdem scheint die männliche Entwicklung der Fuliginosalarven an und für sich viel langsamer als bei B. viridis zu gehen, denn in 7 Tagen wäre bei B.

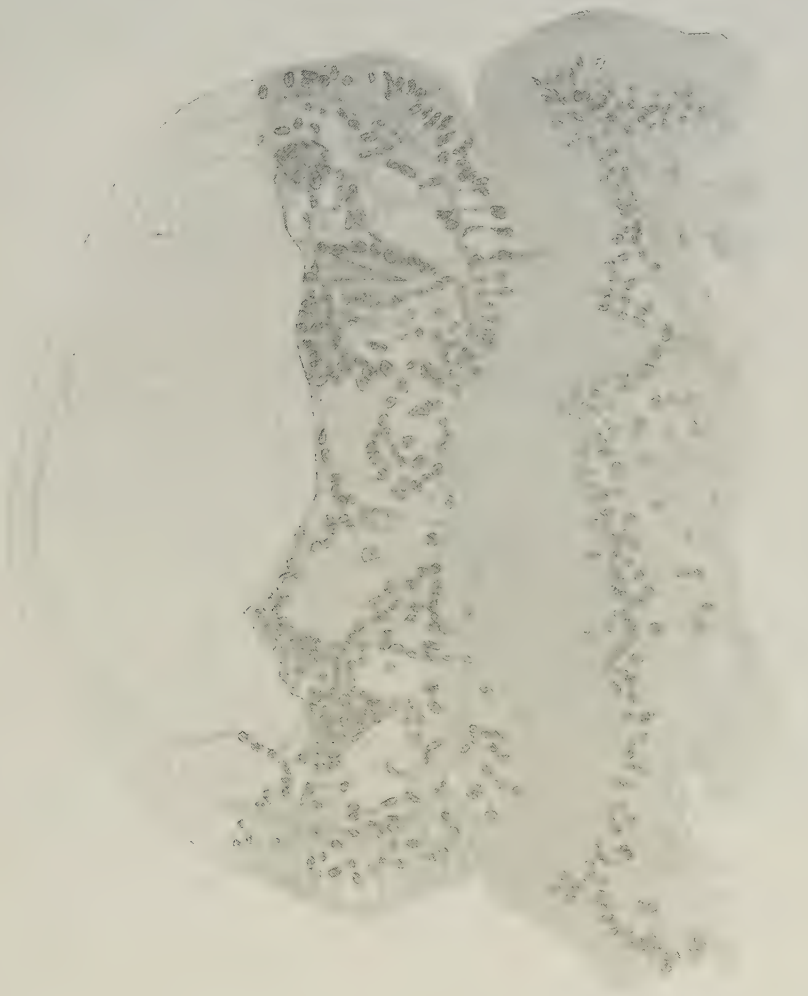

Abb. 26. — Querschnitt durch Larve (links), die auf Weibchen (rechts) festsitzt. Zeigt den engen Kontakt der beiden Tiere. Vergr. 740.

viridis die männliche Entwicklung vollendet, während hier die Entwicklung des Samenschlauchs noch nicht einmal begonnen hat.

Man wird kaum einen Fehler begehen, wenn man rückwärts aus dem Grad der männlichen Entwicklung auf die Dauer des Festsitzens auf der Unterlage schliesst. Die Art des Kontaktes der beiden Tiere ist im folgenden für eine Anzahl von Larven genauer beschrieben. Leider

ist das Material gerade für diese interessante Frage nicht sehr ergiebig gewesen.

Eine Larve (Abb. 5), die an dem eben erwähnten Weibchen sass, ist noch wenig vermännlicht. Ihre Borsten sind erst kleine Spitzchen, der Schlundring ist noch weit und der Saugnapf ist noch erhalten. Sie sitzt auf einem vorspringenden Wulst des Hautmuskelschlauches ihres weiblichen Wirtes, haftet aber nur mit einem schmalen Bezirk, der dicht vor den Borsten liegt, wirklich fest. Abb. 26 zeigt einen Querschnitt durch diese Region, die besonderes Interesse verdient. Die weibliche Epidermis ist typisch und besteht aus einer Lage hoher Zellen, die ganz von den Körnchen des charakteristischen grünen Pigmentes [1]) angefüllt sind. Da die Kerne basal liegen, bildet die Epidermis nach aussen eine einheitlich scheinende Körnchenschicht. Diese ist auf dem Wulst etwas mächtiger als an den Seiten und in den Falten. Man darf jedoch nicht schliessen, dass diese grössere Dicke mit der daraufsitzenden Larve in einer Beziehung stehe, denn auf anderen, larvenfreien Wülsten ist die Pigmentschicht ebenfalls mächtiger als in den Falten.

Abb. 27. — Sagittalschnitt durch längere Zeit festsitzende Larve. Vergl. die stärker vergrösserten Ausschnitte in Abbn. 28 - 29 Verg. 240.

Die Larve sitzt mit der Bauchfläche dem Weibchen an. Ihre Epidermis geht in der mittleren Zone der Anheftungsfläche ohne Grenze in die Körnchenschicht des Weibchens über und ist hier auf etwa ein Drittel ihrer normalen Mächtigkeit reduziert. Es finden sich auch kei Vakuolen und nur ganz wenige Kerne. Nur eine etwas unregelmässige faserige Struktur ermöglicht eine Abgrenzung von der Körnchenschicht.

[1]) Oft mit Stich ins Gelbe, wahrscheinlich infolge Extraktion in Alkohol.

Die Verbindung der beiden Tiere scheint somit in der Zone des beschriebenen Schnittes so innig zu sein, dass ein Stoffaustausch, wie ihn Baltzer bei *B. viridis* für die Vermännlichung nachgewiesen hat, zwischen ihnen leicht möglich ist.

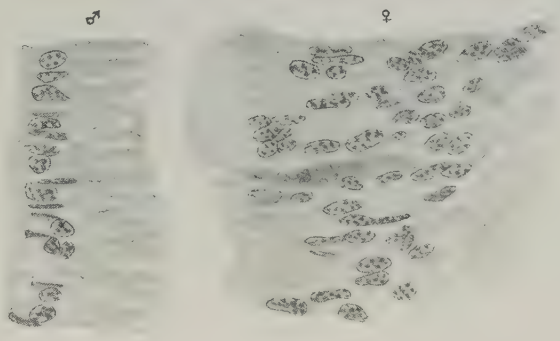

Abb. 28. — Ausschnitt aus Abb. 27, stärker vergr. Aus der Epidermis des Weibchens sind die Körnchen weg. Vergr. 1030.

Andere Larven, die am gleichen Weibchen festsitzen, sind stärker vermännlicht (grössere Borsten, Saugnapf verschwunden usw. Abb. 6). Sie haben sich offenbar früher als die eben beschriebene angesetzt und sind nun mit der ganzen Bauchfläche in engem Kontakt mit dem Weibchen. Eine Verschmelzung der Larvenepidermis mit der Wirtsepidermis dagegen scheint jetzt nicht mehr zu bestehen.

Bei noch älteren Tieren mit langen hakenförmigen Borsten wird derLarvenkörper vom Rande her durch das umliegende Wirtsgewebe teilweise eingeschlossen (Abb. 4 und Schnittbilder bei Baltzer 1912 [1]) und meine Abb. 27). Auch bei diesen Tieren muss ein sehr enger Kontakt zwischen Larve und Wirtin angenommen werden, denn die Oberfläche der larvalenBauchepidermis folgt der unterliegenden weiblichen Epidermis sehr genau und bildet einzelne Vorsprünge, die fast vollkommen in die Buchten der Unterlage hineinpassen und wohl nur durch künstliche Eingriffe, zum Beispiel beim Fixieren, herausgezerrt wurden.

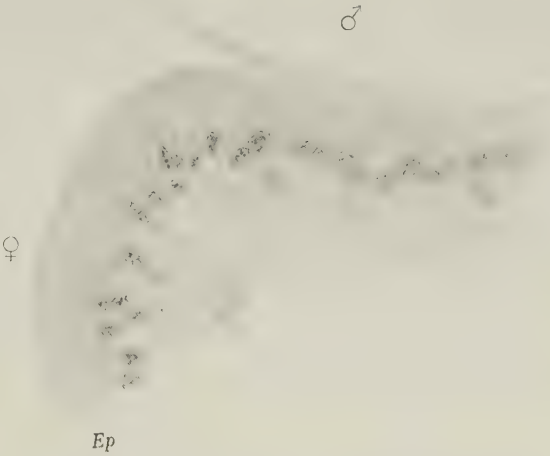

Abb. 29. — Ausschnitt aus Abb. 27. Hier wurde die weibliche Epidermis durch das Männchen nicht berührt. Die Körnchen sind noch da. Vergr 1030.

[1]) S. 258, Fig. 10.

In Abb. 28 und 29 ist ein Bezirk der Kontaktzone und ein Vergleichsbezirk, der weiter aussen liegt noch genauer abgebildet, (über die Lage dieser Bezirke vergl. Abb. 27). Die weibliche Epidermis der Kontaktzone ist frei von Pigmentkörnchen und nur einzelne in Falten fast eingeklemmte Zellen sind noch körnchenhaltig. Im Vergleichsausschnitt Abb. 29 ist die Epidermis wie gewöhnlich mit Körnchen versehen.

Diese Bilder zeigen, dass die festsitzende Larve im Verlaufe ihres Parasitierens die Körnchen aus der weiblichen Epidermis zum Verschwinden bringt. Dies wird durch mehrere Präparate verschiedener Tiere weiter bestätigt. Es bleibt zu untersuchen, ob diese Pigmentkörnchen durch die Larve aufgenommen werden. Dann wäre für die Fuliginosalarven direkt erwiesen, dass sie während der Zeit des Festsitzens Stoffe aus der weiblichen Unterlage aufnehmen. Ob es sich dabei um die geschlechtsbestimmenden Substanzen handelt (vergl. nächstes Kapitel), ist nicht zu sagen.

Hier möchte ich nun auf die eingangs erwähnten Ausführungen Baltzers über die vermännlichende Wirkung des Rüssellebens auf die Larven der *B viridis* zurückkommen. Baltzer 1928 führt für die am Rüssel haftende Larve aus (S. 282), dass sie nur mit einem schmalen Bezirk vorn an der Bauchfläche wirklich festsitzt. « Man sieht das », sagt der Autor, « wenn man die Rüssellarven von ihrer Unterlage durch Herumwirbeln oder mit der Haarschlinge abzulösen sucht. Der genaue Anheftungsbezirk ist ziemlich schwer festzustellen. Er scheint einer Zone dicht vor oder dicht hinter dem vorderen Wimperkranz zu entsprechen. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass nur mit dieser Zone Rüsselstoffe aufgenommen werden». Diese Tatsachen dienen Baltzer zur Erklärung des Mosaiks männlicher und weiblicher Organe bei Rüssel - Intersexen. Die Vermännlichung durch Rüsselleben schreitet nämlich in der Regel von vorne nach hinten fort. Diese Erscheinung ist gut zu erklären, wenn man annehmen darf, dass sich der vermännlichende Stoff in der Larve ebenfalls von vorne nach hinten ausbreitet.

Die von mir geschilderten Beziehungen der festsitzenden Larve zur weiblichen Unterlage bei B. fuliginosa lassen sich gut in diese Überlegungen einfügen. Die Larven sitzen anfänglich wie bei *B. viridis* nur mit einem schmalen vorderen Bezirk fest. Dann aber, und hier weicht *B. fuliginosa* von *viridis* ab, greift diese Zone auf die ganze Bauchfläche, vor allem nach hinten aus. Mit dem Vordringen dieses engen Kontaktes nach hinten kann sich auch der vermännlichend wirkende Stoff ausbreiten. Damit kommt man auf ein Ausbreitungsprinzip, das sich demjenigen der *B. viridis* an die Seite stellen lässt. Denn ob der vermännlichende Stoff nur durch eine vordere, schmale Zone in die Larve eindringen kann und sich in der Larve selbst nach hinten ausbreitet, wie bei *B. viridis*, oder ob sich

sein Eintrittsbereich mit fortschreitendem Kontakt der Larve von vorn nach hinten direkt ausdehnt, ist für das Determinationsproblem der Organe gleichbedeutend. Das heisst: Eine Vorn-Hinten-Regel lässt sich auch bei *B. fuliginosa* durch die Art des Festsitzens der Larve erklären.

Die Tatsachen des folgenden Abschnittes machen eine solche von vorn nach hinten fortschreitende Determination wahrscheinlich.

Die Differenzierung zu männlichen Organen.

Ich möchte in diesem Abschnitt die Beobachtungen über die Entwicklung der Borsten, des Nervensystems und des Urmundbläschens zusammenstellen, soweit sie männliche Geschlechtscharaktere betreffen. Es kann so ein Bild geboten werden über die Art der männlichen Differenzierung der verschiedenen Organe (nach Form und zeitlichem Verlauf) im Verhältnis zur entsprechenden weiblichen Entwicklung. Zugleich kann damit auch ein Einblick in die Reihenfolge ermöglicht werden, in der die männliche Differenzierung ein Organ nach dem andern ergreift und daraus ein Schluss gezogen werden auf die Determinationsfolge selbst. Diese kann endlich verglichen und kontrolliert werden mit der Ausbildung des Kontaktes, den die männliche Larve mit der weiblichen Unterlage eingeht und deren Etappen ich im vorigen Kapitel beschrieben habe.

a) Die Borsten werden schon in der indifferenten Larve als kleine Spitzchen angelegt; später sind sie bei den beiden Geschlechtern nach Grösse und Form verschieden. Während die männliche Borste stark hakenförmig gekrümmt ist, weist die Borste des Weibchens nur schwache Biegungen auf und besitzt ganz vorne an der Spitze eine kleine löffelartige Verbreiterung [1]). Da ganz schwach vermännlichte Larven (Abb. 5) schon gekrümmte Borstenspitzen aufweisen, muss angenommen werden, dass die Differenzierung kurz nach dem Kontakt der Larve mit dem Weibchen eintritt, während die andern Organe noch indifferent sind.

b) Vom Nervensystem müssen nach der Art der geschlechtlichen Differenzierung die beiden Teile Schlundring und Bauchmark gesondert betrachtet werden. Der indifferente Schlundring hält zwischen der weiten Schleife beim Weibchen und dem männlichen engen Ring ungefähr die Mitte. Das Bauchmark ist bei beiden Geschlechtern der Form nach gleich. Die männliche Differenzierung kann sich also durch Formveränderung des Organs nur beim Schlundring äussern: So wie das larvale Prostomium kleiner wird, nimmt auch der Schlundring an Grösse

[1]) Nach den vorliegenden Beobachtungen entsteht dieser löffelförmige Teil der weiblichen Borste erst nach der Metamorphose und kann dem Hakenteil der männlichen Borste wahrscheinlich nicht gleich gesetzt werden.

ab; vergl. Abbn. 5 bis 8. Auch das Bauchmark zeigt, obgleich es in beiden Geschlechtern zur gleichen Endform kommt, in der Entwicklungszeit doch einen männlichen Charakter. Dies zeigen die schon erwähnten Abbildungen 5 u. 6. Die dargestellten Tiere stammen aus demselben Laich und sind, am gleichen Weibchen festsitzend, zur nämlichen Zeit konserviert worden (Abb. 25). Sie sind also gleich alt. Nach der stärkeren Vermännlichung des Prostomiums, des Schlundrings und der Borsten zu schliessen, sass jedoch das Tier der Abb. 6 länger am Weibchen fest als das von Abb. 5. Nun ist beim stärker vermännlichten Tier, wie Abb. 6 zeigt, die Verschmelzung der ventralen Nervenstränge erheblich weiter fortgeschritten als bei den schwächer männlichen Larven; dasselbe zeigt auch ein zweites ähnliches Tier. Dies könnte einfach auf individuellen Unterschieden beruhen. Ich neige aber eher zu der Annahme, dass durch das Festsitzen die Vereinigung der Bauchstränge, nachdem sie schon in den indifferenten Larven begonnen hat (vergl. Abbn. 1 und 3), beschleunigt wird. Das Entwicklungstempo ist also ein männlicher Charakter. Aber auch die Art der Verschmelzung ist wahrscheinlich bemerkenswert und zwar darin, dass zuerst die vorderen Bauchnervenabschnitte und erst zuletzt die hinteren Teile der Bauchnervenstränge zusammenschliessen. Weitere Beobachtungen sollen diese Frage entscheiden.

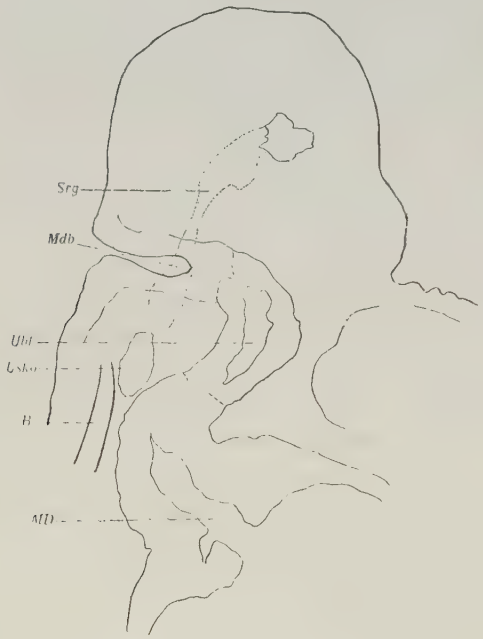

Abb. 30 — Vorderende eines jungen Weibchens. Rekonstruktion der medianen Partie. Urmundbläschen (Ubl) mit Mitteldarm (MD) und Mundbucht (Mdb) verschmolzen, doch noch nicht offen verbunden. Vergr. ca. 800.

c) Vorderdarmanlage-Samenschlauch. Für die Entwicklung des Urmundbläschens stehen folgende Stadien zur Verfügung:

1. Ein junges Weibchen, das seine weibliche Entwicklung erst vor kurzem begonnen hat. Hier ist das Urmundbläschen in die Länge gewachsen und hat sich vorne mit der Mundbucht, hinten mit dem Mitteldarm verbunden; Abb. 30. Der Vorderdarm ist hier also gerade in Bildung begriffen.

2. Festsitzende Larven, unter denen das Stadium der Abb. 6 das wichtigste ist. Hier sind die Borsten schon stark vermännlicht hakenförmig; das Urmundbläschen aber ist noch sehr wenig entwickelt. Dieses Stadium hat ungefähr 8 Tage an der Unterlage parasitiert und ist etwa gleich alt wie das unter 1. beschriebene Weibchen.

3. Indifferente Larven vom Typus der Abb. 3, etwas jünger als die genannten männlichen Stadien. Trotzdem sind ihre Urmundbläschen eher grösser als dasjenige der männlichen Larve Abb. 6.

Daraus ergibt sich, dass das Urmundbläschen während der weiblichen Weiterentwicklung rasch an Umfang zunimmt, während der männlichen Entwicklung aber längere Zeit gehemmt bleibt [1]).

d) Zusammenfassung. Der erste Vermännlichungsschritt setzt bei den Borsten ein. Sie sind im indifferenten Zustand gerade und werden jetzt zu Haken umgebogen.

Vom Nervensystem wird der eine Teil, nämlich der Schlundring verkleinert und die Bildung des imaginalen einheitlichen Bauchmarks aus den indifferenten getrennten Bauchnerven beschleunigt.

Das Urmundbläschen wird zuerst in seiner Weiterentwicklung gehemmt und erst nach einer Pause zur Bildung des Samenschlauchs herangezogen.

Der vermännlichende Einfluss des Festsitzens ist einerseits beschleunigend, anderseits hemmend.

e) Zeitfolge der Differenzierung. Vorn-Hinten-Regel. Nun sollen noch die Zeitpunkte, bei denen die ersten männlichen Organdifferenzierungen auftreten, miteinander verglichen werden.

Zuerst werden die Borsten vermännlicht (hakenförmig abgekrümmt, Abb. 5). Dann folgt die vordere Hälfte des Nervensystems: Der Schlundring wird enger, die Bauchnerven rücken, wahrscheinlich vorn beginnend, zum Bauchmark zusammen (Abb. 6). Zuletzt verschmelzen auch die hinteren Teile der Bauchnervenstränge.

Von den beiden Organen liegen die Borsten und vorderen Abschnitte des Nervensystems der Kontaktzone, durch die der Larvenkörper mit der weiblichen Unterlage verbunden ist, am nächsten. Diese Zone ist zuerst schmal und breitet sich erst allmählich nach vorn in den Schlundringbereich und nach hinten über die Bauchnervengegend aus. Den Borsten liegt sie von Anfang an sehr nahe.

---

1) Der vermännlichende Stoff muss bald nach dem Festsetzen der Larve auf das Urmundbläschen zu wirken beginnen, da dieses der ersten Kontaktzone sehr nahe liegt. Das Bläschen entwickelt sich unter der Wirkung dieses Stoffes vorerst nicht weiter.

Danach kann man die Vermännlichungsvorgänge mit dem geweblichen Kontakt zwischen Larve und Unterlage in eine schöne Parallele bringen, die an weiterem Material zu verfolgen ist. Sie führt weiter zu der Annahme, dass auch die Determinationsvorgänge, von denen die Differenzierungen die Folge sind, mit den morphologischen Beziehungen der Larve in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Mit andern Worten:

Weil der Kontakt der Larve mit der Unterlage von einem engen Bezirk nach vorn und hinten allmählich vergrössert wird, schreitet auch die männliche Determination von dieser Stelle aus nach vorne und hinten weiter.

Diesem Vorgang entspricht dann auch die sichtbare männliche Differenzierung. Für die männliche Entwicklung von *B. fuliginosa* besteht somit eine « Vorn-Hinten-Regel », ganz wie sie Baltzer 1928 für *B. viridis* beschrieben hat.

Vergleichend anatomische und phylogenetische Betrachtungen.

In systematisch phylogenetischer Richtung kommen vor allem drei Tatsachen, die bei Bonellia fuliginosa gefunden wurden, in Betracht. Sie betreffen die Borsten, das Nervensystem und den Saugnapf.

1. Die Beobachtung, dass das Fuliginosamännchen Borsten besitzt wie das Weibchen und wie fast alle Echiuriden, rückt *B. fuliginosa* näher an die übrigen Echiuriden heran als *B. viridis*, wo das Männchen der Borsten entbehrt. Im gleichen Sinn spricht die von Baltzer 1912 gefundene Tatsache, wonach das Fuliginosamännchen zwei Paare Metanephridien besitzt. Das *Viridis*-Männchen hat nur ein Paar. Diese Nephridien müssen mit den Gonodukten anderer Echiuriden homologisiert werden. *Echiurus* hat deren zwei Paare, *Thalassema* meistens 1-5, japanische Thalassemen einige Hundert [1]). Die ursprüngliche Kanälchenzahl ist also jedenfalls nicht nur ein Paar wie beim Viridismännchen.

Für die Frage der Metamerie und damit der Ableitung der Echiuriden von den Anneliden, wie sie seinerzeit Hatschek angenommen hat, gibt *B. fuliginosa* nichts Entscheidendes. Das Coelom ist einheitlich. Der Darm allerdings zeigt eine Anzahl von Einschnürungen, die durch Dorsoventralmuskelfasern hervorgerufen werden und manchmal eine gewisse Regelmässigkeit zeigen. Von einer typisch metameren Darmgliederung oder Anordnung dieser Muskelstränge kann jedoch nicht die Rede sein; man vergleiche z. B. Fig. 3, 5 u. 6

[1]) Ikeda, I., S. 35-36, Fig. 18, 24 u. 25.

Das Bonelliamännchen kann nicht als metamer im Sinne der Anneliden bezeichnet werden. Damit stimmt auch überein, dass die Bauchnerven von Anfang an einheitliche Stränge sind und sich ohne metamere Gliederung entwickeln.

2. Im Nervensystem hat die *Fuliginosa*-Larve mit den Plathelminthen einige wichtige Vergleichspunkte. Man findet bei der Larve von B. fuliginosa (und wahrscheinlich auch bei B. viridis) wie bei den Plathelminthen getrennte ventrale Längsstränge, die bei diesen dauernd getrennt bleiben, aber bei *B. fuliginosa* sich zum Bauchmark vereinigen; man vergleiche Fig. 1, 3 u. 5-8.

Dadurch wird eine Anschauung belegt, die Lang [1]) über die phylogenetische Herleitung des Annelidennervensystems hegte. Nach ihm leitet man das Bauchmark dieser Würmer am besten von den paarigen Bauchsträngen gewisser Tricladen (*Gunda*) und Nemertinen (*Drepanophorus*) ab. Denkt man sich die Ganglienzellen der Längsstämme auf die Abgangsstellen der Querkommissuren (die bei diesen Formen regelmässig angeordnet sind) zusammengedrängt, so entsteht durch Zusammentreten der Stämme das gegliederte Bauchmark der Anneliden: Eine Längsreihe von Ganglien, die durch Längskommissuren miteinander verbunden sind. Der eine wesentliche Vorgang dabei wäre das Zusammentreten der ursprünglich völlig getrennten ventralen Längsnerven zum medianen Bauchmark.

Die Entwicklung der *Bonellia fuliginosa* gibt für diese Seite der Hypothese Langs (von der segmentalen Gliederung abgesehen) einen schönen tatsächlichen Beleg, der vielleicht auch für eine Verwandtschaftsbeziehung zwischen den Echiuriden und den niederen Würmern spricht. Ob damit *Bonellia* als ursprünglichster Typus der Echiuriden anzusehen ist, wie Bledowski (1910, S. 60) will, ist trotzdem sehr fraglich. *Bonellia* ist nämlich in den andern Organen den übrigen Echiuriden gegenüber sehr spezialisiert.

3. Der Bauchsaugnapf kann als altertümliches Organ von Plathelminthencharakter gedeutet werden. Er hat einen sehr ähnlichen Bau wie die Saugnäpfe der Trematoden und Cestoden. Damit wäre wiederum ein gewisser Anhaltspunkt für die Verwandtschaft zwischen Plathelminthen und Echiuriden gegeben, der im übrigen auch der einfache Bau des Bonellienmännchens das Wort reden könnte. Es ist aber ebenso gut denkbar, dass der planarienähnliche Charakter des Bonellienmännchens mit dessen Zwergmännchentum entstand und dass besonders der Saugnapf eine Neubildung ist und durch Konvergenz (auf Grund gleicher Funktion) dem Saugnapf der Plattwürmer ähnlich wurde. Dieses Organ liefert also keine eindeutigen phylogenetischen Hinweise.

---

1) Lang, A., S. 219 und 220.

Zusammenfassung.

1. In den Fig. 1, 3 u. 5-8 sind die wichtigsten Stadien der larvalen-indifferenten und der männlichen Entwicklung der *Bonellia fuliginosa* dargestellt.

2. An ihrer Bauchfläche besitzt die indifferente Larve einen Saugnapf, der von einem Drüsenmantel umgeben wird. Die Hauptmasse des Saugnapfs wird durch Radiärfasern, die auf Dorsoventralfasern zurückzuführen sind, dargestellt. Äquatorial- und Meridionalfasern sind verhältnismässig schwach entwickelt. Bald nachdem sich die Larve festgesetzt hat, wird der Saugnapf rückgebildet. (S. 15 ff.).

3. Die jungen Borstenfollikel finden sich schon in den indifferenten Larven und zwar ganz hinten in der vorderen Körperhälfte. Ihre Lage entspricht somit derjenigen der Echiurusbauchborsten. Durch Verkürzung des Prostomiums gelangen die Borsten während der männlichen Weiterentwicklung ans Vorderende. Sie bestehen dann aus einem vorderen Hakenteil und einem hinten verbreiterten Schaft. Die Hakenkrümmung ist in hohem Masse durch die Krümmung des Follikels bedingt. Die flügelartige Verbreiterung des Schaftes geht sehr wahrscheinlich von mehreren Bildungszellen aus. Von besonderer Borstenmuskulatur fallen nur Basiparietalzüge auf. (S. 20 ff.).

4. Das Zentralnervensystem besteht in der indifferenten Larve aus Schlundring und zwei getrennten ventralen Längsnerven. Der Schlundring entspricht in seiner Ausdehnung der Grösse des Prostomiums; er ist larval weit und im Männchen ganz eng. Das Bauchmark entsteht in beiden Geschlechtern durch allmähliches Zusammenrücken der beiden ventralen Längsstränge. (S. 25 ff.).

5. Der Samenschlauch entwickelt sich wie bei *Bonellia viridis* durch Verschmelzen der Vorderdarmanlage (Urmundbläschen) mit einer vorderen Einwucherung, die der Mundbucht beim Weibchen homolog ist. Zum Unterschied von *B. viridis* treibt das Urmundbläschen eine schlauchförmige Ausbuchtung der vorderen Einwucherung entgegen, sodass dadurch die Zusammengehörigkeit der beiden Anlagen noch deutlicher als bei *B. viridis* wird. Hinten legt sich an das Urmundbläschen der wimpernde Trichter an. (S. 27 ff.).

6. Die Beziehungen der Larve zur weiblichen Unterlage. Die Berührung der beiden Tiere ist so eng, dass ein Stoffübertritt möglich ist. Von der ersten schmalen Querzone engen Kontaktes, die im vorderen Drittel liegt, dehnt sich während des Festsitzens die berührende Fläche nach vorn und hinten über die ganze Bauchfläche aus. (S. 32 ff.).

7. Männliche Differenzierung. Die Borstenanlage wird hakenförmig umgebogen. Der Schlundring wird verkleinert und die Bildung des imaginalen Bauchmarks beschleunigt. Die Weiterentwicklung des Urmundbläschens zum Samenschlauch tritt verzögert ein. Demnach wirkt der vermännlichende Einfluss des Festsitzens zum Teil hemmend und zum Teil beschleunigend.

Zeitlich lässt sich in der männlichen Differenzierung von vorne nach hinten ein Nacheinander feststellen, das sich mit der Vergrösserung des Kontaktes der Larve mit dem Weibchen von vorne nach hinten in Beziehung bringen lässt: Vorn-Hinten-Regel Baltzers. (S. 37 ff.).

8. Über die Verwandtschaft der *Bonellia* mit andern Echiuriden und Vermes kann folgendes gesagt werden:

Das Männchen von *B. fuliginosa* steht mit seinen Borsten und seinen 2 Paar Metanephridien dem Typus der Echiuriden näher und ist ursprünglicher als die *B. viridis*.

Das Bonelliamännchen spricht nicht für die Annahme, dass die Echiuriden von den Anneliden abzuleiten sind, da es nicht metamer gebaut ist.

Die Entwicklung des einheitlichen Bauchmarks aus zwei getrennten Längsnerven erinnert an die Anschauung Langs von der Entstehung des Annelidenbauchmarks aus paarigen selbständigen Nervensträngen gewisser Tricladen und Nemertinen.

Der Bauchsaugnapf liefert keine eindeutigen phylogenetischen Hinweise, da er ebenso gut als Platodencharakter wie als Neuerwerbung gedeutet werden kann. (S. 40 ff.).

Literaturverzeichnis.

1912. Baltzer, F. — Über die Entwicklung von Bonellia. *Verh. D. Zool. Ges Vers. 22.*

1914. ——— Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. *Mitteil. Z. Stat. Neapel, Bd. 22.*

1917. ——— Die Echiuriden; 1. Teil Echiurus abyssalis Skor. *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 34*

1925. ——— Untersuchungen über die Entwicklung und Geschlechtsbestimmung der Bonellia. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli, Vol. 6.*

1928. ——— Über metagame Geschlechtsbestimmung und ihre Beziehung zu einigen Problemen der Entwicklungsmechanik und Vererbung. *Verh. D. Zool. Ges. Vers. 32.*

1928. Bittner, H. und Sprehn. C., — Trematodes in « *Biologie d. Tiere Deutschlands* » *herausgeg v. P. Schulze; Teil. 5.*

1910. Bledowski, R. — Beiträge zur Kenntnis der Bonellia viridis (Rol) und der Phylogenie einiger Coelhelminten. *Wloclawek.*

1928. Fuhrmann, O. — Trematoda in *Kükenthals « Handbuch der Zoologie,» 2. Bd. 2. Teil.*

1926. Goldschmidt, R., — Bemerkungen zum Problem der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia. *Biol. Zentralbl. Bd. 46.*

1877. Greeff, R. — Über den Bau und die Entwicklung der Echiuren. *Sitzungsber. Ges. Naturw. Marburg.*

1880. Hatschek, B., — Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae (Gephyrei chaetiferi). *Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 3.*

1928. Herbst, C. — Untersuchungen zur Bestimmung des Geschlechts I. Mitt. Ein neuer Weg zur Lösung des Geschlechtsbestimmungsproblems bei Bonellia viridis. *Sitz.ber. Heidelberger Akad. Wissensch. Math.-naturwiss. Kl. Jahrg. 1928.*

1907. Ikeda, I. — On three new and remarkable species of Echiuroids (Bonellia miyajimai, Thalassema taenoides and T. elegans). *Journ. Coll. Science. Imp. Univ. Tokyo. Japan. Vol. 21.*

1868. Kowalevsky. A. — Russische Arbeit in: *Schriften natf. Ges. Kiew. Bd. 5.*

1875. ——— Du mâle planariforme de la Bonélie. Franz. Übersetzg. obiger Schrift durch Catta und Marion. *Rev. Science Nat. T. IV.*

1858. Lacaze-Duthiers, H. — Recherches sur la Bonellie. *Annales Sciences Nat. Ser. IV. T. 10.*

1888-1895. Lang, A. — Handbuch d. vergl. Anatomie d. wirbellosen Tiere

1909. Lo Bianco, S. — Notizie biologiche . . . . . degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. Z. Stat. Neapel 19.*

1923. Penners, A. — Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei Tubifex rivulorum Lam. *Zool. Jahrb. Bd. 45. Abt. f. Anatomie.*

1886. Rietsch, M. — Etude sur les Géphyriens armés ou Echiuriens. *Rec. Zool. Suisse. T. III.*

1876. Salensky, W. — Ueber die Metamorphose des Echiurus. *Morphol. Jahrb. Bd. 2.*

1852. Schmarda, L. K. — Zur Naturgeschichte der Adria. *Denkschr. Wien. Akad. Wiss Math. naturw. Cl. Bd. 4.*

1927. Seiler, J. — Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia. *Naturwiss. 15. Jahrg.*

1878. Selenka, E. — Das Männchen der Bonellia. *Zool. Anz. Bd. 1.*

1879. Spengel, J. W. — Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. I. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia. *Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 1.*

1903. Torrey, J. C. — The early embryology of Thalassema mellita (Conn). *Annals N. Y. Acad. Sc. Vol. 14.*

1877. Vejdovsky. — Über die Eibildung und die Männchen von Bonellia viridis. *Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 30.*

1904. Yatsu, N. — On the use of « Sea lettuce » (Ulva) in orienting small objects for sectioning. *Journ. Appl. Micr. Lab. Methods, Vol. 4.*

Verzeichnis der gebrauchten Abkürzungen.

A	= Auswuchs des Urmundbläschens
Ä Fib	= Äquatorialfasern des Saugnapfs
B	= Borste
Bf	= Borstenfollikel
Bmd	= Dorsaler Basiparietalmuskel der Borste
Bmv	= Ventraler » » »
Bn	= Bauchnervenstränge
Coe	= Coelomsack mit « Drüsen »
Cu	= Kutikula
Dr	= Drüsenmantel des Saugnapfs
Ep	= Epidermis
Fib	= Faser des in Bildung begriffenen Saugnapfs
Ha	= Haken der Borste
HF	= Hautfalte der weiblichen Unterlage
Hms	= Hautmuskelschlauch
K	= Kern der Borstenbildungszelle
kf Z	= Kolbenförmige Zellen (Drüsen ?)
Lm	= Längsmuskelfasern
MD	= Mitteldarm
Mdb	= Mundbucht
Mdg	= Mündung des Samenschlauchs
MFib	= Meridionalfasern des Saugnapfs
My	= Mesenchymartiges Gewebe
Pst	= Prostomium
Ptr	= Prototroch
RFib	= Radiärfasern des Saugnapfs
RFib'	= Dorsoventralfaser, die in Radiärfaser übergeht
Sa	= Samenschlauch
Sn	= Bauchsaugnapf
Srg	= Schlundring
Tr	= Trichter des Samenschlauchs
Ttr	= Telotroch
Ubl	= Urmundbläschen
Usko	= Unterschlundkommissur
Vak	= Vakuole der Epidermis
VE	= Vordere Einwucherung